JAPANESE JOURNAL OF BOTANY

Volume XII

NATIONAL RESEARCH COUNCIL OF JAPAN

學術研究會議編纂

日本植物學輯報

原著及抄錄

昭和十八年 第十二巻 第三・四號

JAPANESE JOURNAL OF BOTANY

Transactions and Abstracts

Volume XII
(1942-43)

TOKYO
1943

CONTENTS

TRANSACTIONS

ABSTRACTS

(Papers, of which the title only is cited, are marked with an *)

DATE OF PUBLICATION.—Transactions pp. 1–249 and Abstracts Nos. 1–117 (pp. 1–33) September 30, 1942; Transactions pp. 251–503 and Abstracts Nos. 118–235 (pp. 35–71), March 31, 1943.

Zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich

Von Tetsuo FUJITA

Hierzu 55 Textfiguren

(Eingegangen am 17. November 1941)

Inhaltsübersicht

I. Einleitung

Es ist schon lange bekannt, dass die Blattanordnung an der Achse nichts Willkürliches ist (CAESALPIN 1583, BRAUN 1658, MALPIGHI 1675, BONNET 1754). Die Erklärungsweisen sind aber mannigfaltig: teleologisch, phylogenetisch, mathematisch, mechanisch, aprioristisch usw. Sie lassen sich jedoch in entwicklungsmechanischer Hinsicht in zwei Gruppen einteilen: die mechanischen und die transcendentalen Theorien.

HOFMEISTER stellte 1868 eine Regel auf, nach welcher die Blattanlage sich in den meisten Fällen in die grössten Lücken zwischen früher entstandene Anlagen einschaltet. SCHWENDENER hat in seiner „Mechanischen Theorie der Blattstellungen“ (1878) diese Raum-Anschlusstheorie noch erweitert und folgende drei Postulate zu Hilfe genommen: 1) relative Organgrösse, 2) der Kontakt der neuen Anlage mit der vorhergehenden, 3) geringe Schwankungen der Querschnittsgrösse zu Gunsten der Raumausfüllung. Betreffs der nachträglichen Verschiebungen der Organe hat er ferner die Druckverhältnisse verantwortlich gemacht. Jedenfalls war es ein grosser Verdienst SCHWENDENERS für den Fortschritt der Blattstellungslehre, dass er bei Behandlung der Stellung statt des fast idealistischen Punktsystems das Zirkelsystem anwandte. WEISSE, ROSENPLENTAR, TEITZ, SECKT, LEISERING u.a. unterstützten SCHWENDENERS Theorie, während in Bezug auf den Kontakt und die gegenseitige Verschiebung seitlicher Organe durch Druck von SCHUMANN, JOST, WINKLER u.a. heftige Einwände erhoben wurden. Diese Theorien wurden dann von ITERSON mathematisch und botanisch verallgemeinert. PRIESTLY und SCOTT (1935), M. und R. SNOW (1931, '33, '34, '37) gaben gleichfalls einige mechanische Erklärungen, zumal letztere sind auf experimentellem Wege zu ähnlichen Resultaten wie ITERSON gelangt.

SCHIMPER, BRAUN, GOEBEL, HIRMER, VEH u.a. haben hingegen die Spiraltheorie hervorgehoben. Besonders HIRMER und seine Schüler BARTHELMESS, BREINDL u.a. haben, im Anschluss an die Theorie der Brüder BRAVAIS (1837), behauptet, dass die neuen Anlagen am Vegetationsscheitel immer entlang der Grundspirale mit sog. Limitdivergenz entständen.

Nach allem ist die Anlegung der Organe ein ausserordentlich komplizierter Vorgang und die so mannigfaltigen Stellungscharaktere lassen sich nicht mit einer einzigen Theorie erklären.

In der vorliegenden Arbeit möchte ich einige Betrachtungen über die Organstellungen im Pflanzenreich anstellen, die ich seit einigen Jahren im Botanischen Institut der Universität zu Kyoto auf Anregung von Herrn Professor Dr. K. KORIBA ausgeführt habe.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm an dieser Stelle meinen ganz besonders herzlichen Dank für seine Anregungen und freundliche Leitung auszusprechen.

II. Scheinwirtel

Im Pflanzenreich gibt es einige Organstellungen, die man in blosser Ansicht leicht als Wirtel ansieht, nach genauer Untersuchung aber wird man gewahr, dass es sich um Scheinwirtel handelt. Die Glieder sitzen nämlich nicht auf gleicher Höhe der Achse oder sind morphologisch nicht gleichwertig mit einem echten Wirtel.

Die Scheinwirtel können gewöhnlich entstehen:

1) durch tiefe Spaltung dekussiert stehender Blätter,
2) durch blattähnliche Ausbildung der Nebenblätter,
3) durch Stauchung der Internodien u.a. (GOEBEL 1913).

Wenngleich dies Thema schon von vielen Forschern behandelt worden ist, so seien hier doch einige eigene Beobachtungen angeführt.

1. Scheinwirtel durch tiefe Spaltung der dekussierten Blätter

Die Vermehrung der Gliederzahl im Wirtel durch Spaltung ist bei einigen *Limnophila*-Arten (GOEBEL '33) und *Gardenia jasminoides* (ASAI '03) bekannt. Ich konnte auch bei *G. florida* L. var. *radicans* MATSUM. die Entstehungsweise entwicklungsmechanisch verfolgen.

Bei der genannten Pflanze ist der Vegetationsscheitel sehr flach (Fig. 1 A). Die Blattanlage entsteht immer auf dem Scheitel in dekussierter

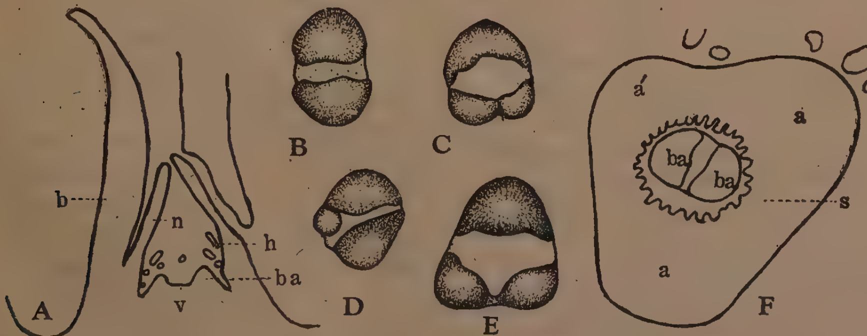


Fig. 1. *Gardenia florida* var. *radicans*. A Längsschnitt des Vegetationsscheitels. B, C, D, E Scheitelansicht der Vegetationsscheitel mit dekussierten normalen (B) oder geteilten (C, D, E) Blattanlagen. F Querschnitt durch die Sprosspitze. b Blatt, ba Blattanlage, h Haare, n Nebenblatt, v Vegetationspunkt, s Blattscheide der dreigliedrigen Scheinwirtel. a′ und a″ sind die sich spaltenden Blätter. A, F ×50, B, C, D, E ×60

Stellung und entwickelt sich zum normalen Blatt (Fig. 1 B). Nur selten kommt Entwicklungshemmung, und zwar etwa in der Mitte der Blattanlage, vor, die die Spaltung der Anlage zur Folge hat (Fig. 1 C, D, E). Der Spalt wird im Laufe der Entwicklung immer grösser; schliesslich

kommen zwei selbständige Blätter zum Vorschein. Nach weiterer Entwicklung wird dann der Vegetationsscheitel an der gespaltenen Seite der Anlage an seiner Breite so stark gefördert, dass er in Querschnittansicht ungefähr dreieckig erscheint (Fig. 1 E, F). Die gespaltenen Blätter sind meist ungleich gross und kleiner als die normalen. Da die Spaltung der Anlage je nach den Knoten unabhängig voneinander auftritt, so wird die Zahl der Blätter aufeinanderfolgender Knoten variabel, und selbst wenn die ganzen Knoten dreigliedrige Scheinwirtel tragen, ist die Spaltungsseite aufeinanderfolgender Blätter wechselnd und es lässt sich keine Regel für die Anordnung der Spaltungsseite aufstellen.

2. Scheinwirtel durch blattähnliche Ausbildung der Nebenblätter

a. Ausbildung des Ringwalls

Es ist eine längst bekannte Tatsache, dass bei Rubiaceen ein eigentlich zweigliedriger Wirtel einen mehrgliedrigen nachahmt, indem die Nebenblätter den Hauptblättern gleichkommen. Dass sich bei *Galium*-Arten ein Ringwall unterhalb des Vegetationsscheitels vor der Blattanlegung emporhebt, ist bereits von EICHLER (1861), GOEBEL (1884) berichtet worden. Betreffs der Ringwallbildung hat FRANKE (1896) bemerkt: „Es muss aber betont werden, dass nicht etwa der Ringwall simultan unterhalb des Scheitels hervorsprosst und dann an ihm die Hauptblätter durch Förderung hervorgehen; es entsteht vielmehr der Ringwall aus der nach beiden Seiten von den Hauptanlagen fortschreitenden Ausbreitung des Grundes der beiden Primordien.“ Bei *Rubia cordifolia* var. *Mungista*, die nur vier Blätter (je zwei Haupt- und Nebenblätter) hat, ist dies auch der Fall (Fig. 2). Bei *G. verum* var. *lacteum* kommt indessen der Ringwall um den Vegetationsscheitel herum allseitig gleichartig vor, bevor die Hauptblattanlagen auftreten (Fig. 3).

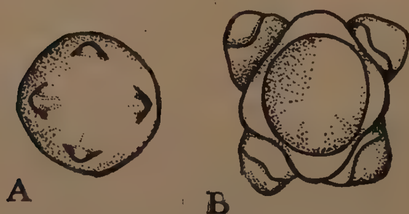


Fig. 2. *Rubia cordifolia* var. *Mungista*. Vegetationsscheitel von oben. Bei A sind vier Anlagen im Begriff zu entstehen. ×80

b. Die weitere Entwicklung der Haupt- und Nebenblätter

Nachdem sich der Ringwall hervorgewölbt hat, entstehen zuerst die Hauptblattanlagen in gegenständigen Stellen, die immer mit dem Hauptblatt des unteren Knotens gekreuzt stehen, und zwar nicht ganz simultan, sondern sukzedan (Fig. 3 A, B). Nachdem die Hauptblattanlage bis zu

einer gewissen Grösse entwickelt ist, entstehen kleine Emporhebungen der Nebenblätter beiderseitig von der Hauptblattanlage, und zwar bei dem früher entstandenen Hauptblatt früher als bei dem gegenüberstehenden

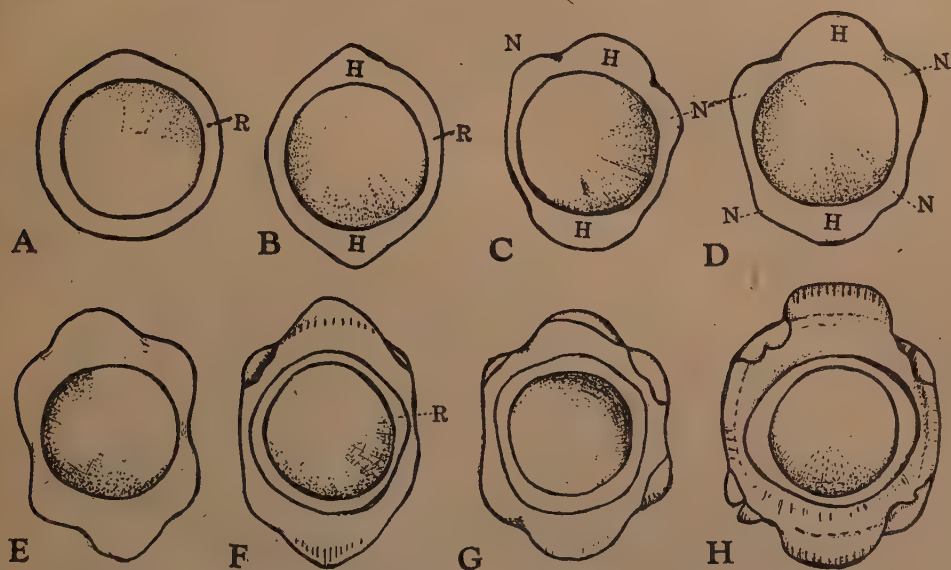


Fig. 3. *Galium verum* var. *lacteum.* Verschiedene Entwicklungsstufen der Haupt- und Nebenblätter am Vegetationspunkt. R Ringwall, H Hauptblattanlage, N Nebenblattanlage ×150

Paar (Fig. 3 C, D, E). Bei *G. verum* var. *lacteum* ist daher der Wirtel erst stets sechsgliedrig und die Vermehrung der Gliederzahl setzt nur ganz allmählich ein. Die Anlagen der Nebenblätter krümmen sich aufwärts und an deren Spitze treten dann zwei oder drei Spalten auf. Zu der Zeit bemerkt man schon den nächsten oberen Ringwall mit Hauptblattanlagen (Fig. 3 F, G, H). Da die Spaltungsweise der Nebenblätter ziemlich unregelmässig ist, schwankt die Zahl der Blätter jedes Knotens in ausgewachsenem Zustand von 6 bis 14 mit ungleicher Grösse und Divergenz (Fig. 4). Bei den ausgewachsenen mehrgliedrigen Scheinwirteln sind die Hauptblätter deutlich grösser als die Nebenblätter, welch letztere sogar zu schmalen, schuppenartigen Gebilden auswachsen können. Auch gibt es nicht selten Doppelblätter, welche durch unvollkommene Spaltung entstanden sind.

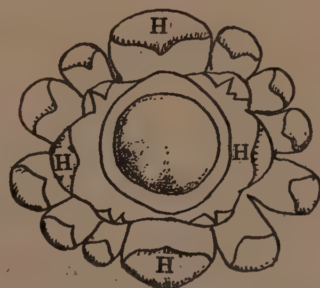


Fig. 4. *Galium verum* var. *lacteum.* Vegetationsscheitel von oben. Die Nebenblätter in Teilblättchen tief geteilt. ×100

Bei *Galium Aparine* L. entstehen von Anfang an mehrere Neben-

blätter selbständig zu beiden Seiten der Hauptblattanlagen. Sind aber die Höcker der Nebenblätter, welche sich unmittelbar beiderseits der Hauptblattanlage hervorheben, mehrzählig, so sind diese etwas kleiner als ein einzeln entstehender Höcker. Es ist also mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass bei *G. Aparine* die Spaltung des Nebenblattes in früherem Entwicklungsstadium als bei *G. verum* var. *lacteum* vor sich geht. Zahl und Stellung der Nebenblätter in den aufeinanderfolgenden Knoten sind auch unregelmässig wie bei *G. verum* var. *lacteum* (Fig. 5).

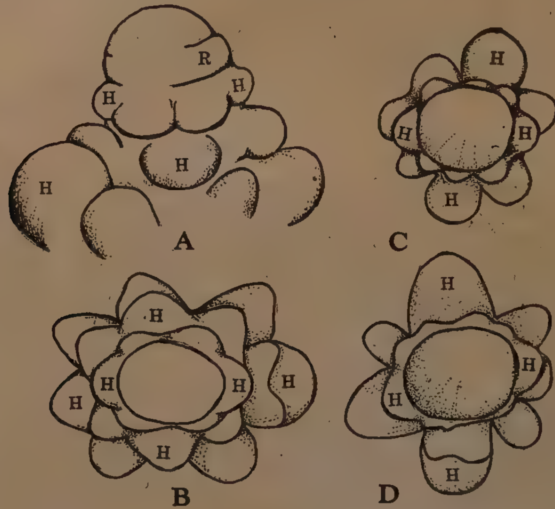


Fig. 5. *Galium Aparine.* A Vegetationsscheitel von der Seite, B, C, D von oben gesehen. H Hauptblatt ×80

Es gibt zwei Meinungen über die Entstehungsweise der minderzähligen Nebenblätter. (1) Eichler (1861) nahm an, dass jedes der beiden Nebenblätter beim viergliedrigen Wirtel durch Verwachsung aus ursprünglich getrennten Anlagen entstanden sei. (2) Franke (1891) und Goebel (1884) meinten hingegen, dass die Nebenblattanlage zwischen beiden Hauptblattanlagen gleich als einheitliches Gebilde entsteht, oder zwei Anlagen kongenital verwachsen seien.

Takeda ('16) hat einmal ein Doppelblatt mit zwei Hauptnerven im viergliedrigen Wirtel von *Galium* und *Asperula* gefunden, und bezeichnet dies als Verwachsung zwei selbständiger Primordien. Bei *Galium boreale* mit zufällig entstandenem fünfgliedrigen Wirtel nahm Pohl ('34) an, dass die beiden schmalen Stipeln als zwei selbständige Primordien und das übrige als verwachsene Primordien zu betrachten sind. In Wirklichkeit stellen aber diese Nebenblattgebilde nur den verschiedenen Grad der Verwachsung oder Spaltung—kongenital oder sekundär—mit glattem Übergang der Differenzierungsphase dar.

c. Gegensetige Verhältnisse der aufeinanderfolgenden Blattwirtel

Die Hauptblattanlagen folgen gewöhnlich rechtwinklig dekussiert aneinander; zuweilen stehen aber, wie schon FRANKE und NÄGELI beobachteten, die aufeinander folgenden Medianebenen der Hauptblattpaare nicht rechtwinkling gegeneinander. Bei *G. Aparine* beobachtete FRANKE einen Winkel von 80°–85°, ausnahmsweise sogar 61½°. Die Nebenblätter sukzessiver Wirtel zeigen auch keine deutliche Alternanz, weil die Zahl der Wirtelglieder regellos wechselt.

Die Achselsprosse innerhalb eines Blattpaares sind nicht gleichmässig veranlagt; der eine ist oft kräftiger als der gegenüberliegende. Die in

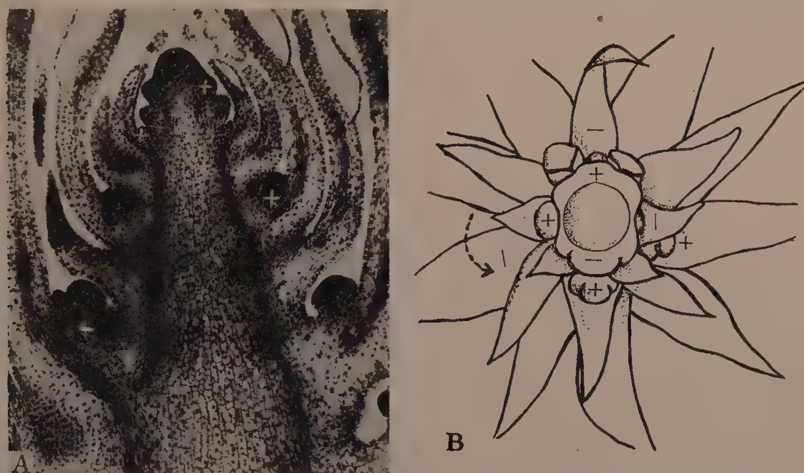


Fig. 6. *Galium verum* var. *lacteum*. A Längsschnitt des Sprosscheitels, B von oben gesehen. Plus- und Minusblätter sind auf je einer Schraubenlinie angeordnet. ×50

Fig. 6 mit + bezeichneten Blätter, die eine gefördertere Achselknospe haben, entstehen später als die – Blätter. Die Plus- bzw. Minusseite sukzessiver Wirtel zeigt eine Anordnung in rechts- oder linksläufigen Schraubenlinien; die Häufigkeiten beider Schraubenrichtungen sind ungefähr gleich (Tab. 1):

TABELLE 1

Pflanze	Rechtsumlaufend (R)	Linksumlaufend (L)
G. Aparine	908	906
G. verum var. *lacteum*....	380	373

Die Schraubenrichtungen in jeder Achselknospe sind auch zufällig, wie man aus der Wahrscheinlichkeitsformel $(L + R)^2$ wohl annehmen darf (Tab. 2):

TABELLE 2

LL	LR	RR
39	81	38

3. Scheinwirtel durch Stauchung der Internodien

Es gibt verschiedene Typen der Scheinwirtel, die durch rhythmische Stauchung der Internodien entstehen. Bei *Potamogeton densus* tritt nicht selten eine Paarung der Blätter auf. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber noch deutlich, dass die Blätter am Vegetationspunkt distichisch gestellt sind und die Paarung durch Annäherung von je zwei Blättern zustandekommt (GOEBEL '28). Beim 4-gliedrigen Scheinwirtel von *Silene stellata* (VELENOVSKÝ '07), *Crossandra undulaefolia* (GOEBEL '13), *C. nilotica* (RACIBORSKI '01) mit dekussierter Blattstellung ist dies ebenfalls der Fall. Die zweizähligen Wirtelstellungen von *Najas, Gloriosa, Halophila, Liriope, Kniphofia* u.a., über die neuerdings ECKARDT ('41) berichtete, sind genauer gesagt meistens nur durch Zurückbleiben der Internodienstreckung verursachte Scheinwirtel. Die Symmetrieverhältnisse der Blattstellungen sind indessen sehr lehrreich und interessant.

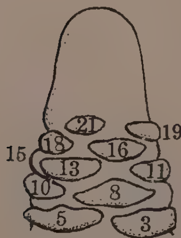
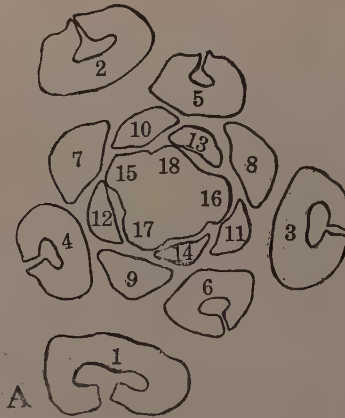


Fig. 7. *Hydrilla verticillata* var. *Roxburghii.* Vegetationsscheitel von der Seite. Blätter in Schraubenstellung mit konjugierten Parastichen 3:5 angeordnet. ×60



B

Fig. 8. *Empetrum nigrum.* A Querschnitt des Sprossscheitels, B Spross. Blätter zu drei- oder vierzähligen Scheinwirteln zusammengruppiert. A ×45, B ×1½

Bei *Hydrilla verticillata* CASP. var. *Roxburghii* CASP. werden die Blattanlagen am Vegetationspunkt in Schraubenstellung mit konjugierten Parastichen 3:5 angelegt (Fig. 7). Im Laufe der weiteren Entwicklung entstehen aber durch rhythmische Hemmung der Internodienstreckung Scheinwirtel mit 3–7 Wirtelblättern, die natürlich nicht auf gleicher Höhe stehen und ungleiche Winkelabstände nebeneinander haben. Derartige Scheinwirtel sind auch bei *Empetrum nigrum* L. (Fig. 8) und *Fritillaria verticillata* WILLD. var. *Thunbergii* BAK. zu beobachten. Auch bei *Dracaena Godseffiana* SANDA zeigen die Schuppenblätter eine regelmässige Schraubenstellung mit gestreckten Internodien, während die

Laubblätter 2–4 gliedrige Scheinwirtel aufweisen (Fig. 9). Bei *Rhodobryum giganteum* (HOOK.) SCHIMP. ist dies auch der Fall (Fig. 10).



Fig. 9. *Dracaena Godseffiana* SANDA. Spross mit scheinwirtelig angeordneten Laubblättern, zwischen denen schuppenförmige Niederblätter vorhanden sind. ×1/3



Fig. 10. *Rhodobryum giganteum* (HOOK.) SCHIMP. ×1

Da alle diese Scheinwirtel einfach durch rhythmische Stauchung einiger Internodien entstehen, so ist keine Veränderung der Divergenz zu beobachten. Über derartige Scheinwirtel bei verschiedenen Pflanzen haben schon viele Forscher geschrieben, z.B. bei *Aeluropus mucronatus* (Rhizom, VELENOVSKÝ '13), *Chimophila umbellata* (TROLL '37), *Cynodon Dactylon* (IRMISCH '59), *Drosera rotundifolia* (NITSCHKE '60), *Ferula thyrsifolia* (SCHOUTE '22), *Hydrothrix Gardneri* (GOEBEL '13), *Impatiens Oliverii* (GOEBEL '13), *Lilium pardalinum* (TROLL '37), *L. Martagon* (SCHOUTE '22), *Lepidadenia Blumei* (RACIBORSKI '01), *Peperomia* sp. (GOEBEL '13, VEH '30, SCHOUTE '22), Infloreszens von *Primula* sp. (SCHOUTE '22), *Torreya californica* (VELENOVSKÝ '07) u.a.

Ausser diesen durch rhythmisches Zusammendrücken der Internodien verursachten Scheinwirteln gibt es auch einen anderen Typus, der allmählich in einen echten Wirtel übergeht. Die Blattstellung von *Platycodon grandiflorum* A. DC. ist gewöhnlich spiralig, nicht selten aber wirtelartig mit 3 Gliedern, sehr selten auch mit 2 (Fig. 11). Bei genauer Beobachtung sieht man aber, dass die Ansatzstellen der Glieder nicht in gleicher Höhe stehen und ausserdem keine Regel der Äquidistanz der Winkelabstände vorhanden ist, wie beispielweise bei drei Exemplaren folgende Divergenzen gemessen wurden (Fig. 12).

1.	137°,	138.5°,	127.5°,	143°,	130°
2.	139°,	141°,	130°,	146°,	138.5°
3.	138.5°,	137.5°,	144.5°,	136°,	140°

Der zweigliedrige Scheinwirtel zeigt natürlich nicht eine echt dekussierte Stellung und die Insertionshöhe ist auch ungleich. Der Scheinwirtel kann aber nach weiterer Entwicklung allmählich zum echten zwei- oder dreigliedrigen Wirtel mit gleicher Insertionshöhe und gleicher Divergenz übergehen (Fig. 12 B). Bei Scheinwirteln von *Spiranthes*-Ähre (KORIBA '14), *Sedum alboroseum* BAK, *Catalpa ovata* G. DON finden wir auch weitere derartige Beispiele. Nach SCHOUTE ('32) zeigen bei *Gypsophila*



Fig. 11. *Platycodon grandiflorum.* Blätter in drei- (A) oder zweigliedrigen (B) Scheinwirteln angeordnet. ×1/5

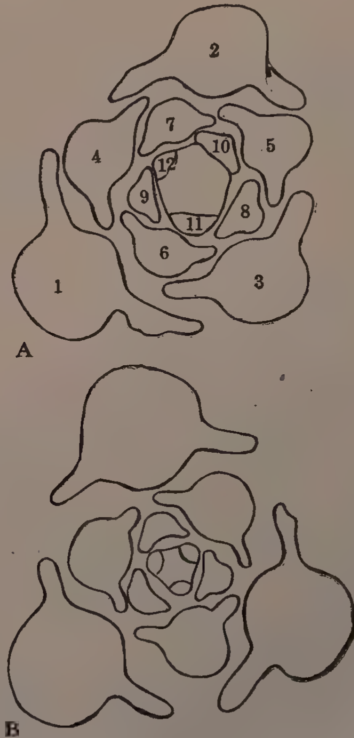


Fig. 12. *Platycodon grandiflorum.* Querschnitt des Vegetationspunktes mit scheinwirteligen (A) oder wirteligen (B) Blattstellungen. ×40

acutifolia die grossen Laubblätter eine dekussierte Stellung, während die höheren Blätter und Brakteen allmählich zur Winkelabnahme neigen, bis sich die Werte endlich dem gewöhnlichen Grenzwert nähern, sodass hier die seitliche Metatopie völlig fehlt. Nur die Metatopie in der Längsrichtung ist noch wie sonst vorhanden.

Das Obendargelegte lässt sich wie folgt zusammenfassen:

1) Die rhythmische Wachstumsunterdrückung der Internodien kommt unabhängig von der Divergenzveränderung vor.
2) Die Metatopie in Längsrichtung kommt leichter als die in Querrichtung vor.

3) Die Metatopie in Querrichtung begleitet meistensfalls die in Längsrichtung.

Die Metatopien in Längs- und Querrichtung können je nach den Umständen voneinander unabhängig (bei Scheinwirteln) oder zusammenhängend (bei echten Wirteln) auftreten.

Der Stockausschlag von *Eucalyptus Globulus* LABILL, die gewöhnlich dekussierte Blattstellung trägt, zeigt auch nicht selten die Scheindekussation. Hier entstehen nämlich die zwei Blätter in gegenständiger Stelle (jedoch ist die Divergenz nicht immer 180°) mit ungleicher Insertionshöhe. Wenn wir das oben stehende Blatt eines Paares Plus, das untere Minus bezeichnen, so ordnen sich die Plusblätter bei einigen Fällen auf der fortlaufenden Schraubenlinie (Fig. 13 A) oder einseitig (Fig. 13 B)

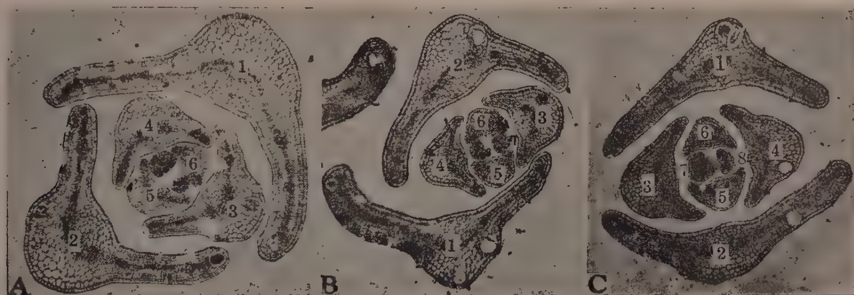


Fig. 13. *Eucalyptus Globulus*. Querschnitt der Sprosscheitel mit scheinbarer Dekussation der Blätter. Blattstellung bei A Caryophylaceen-Typus, bei B Acanthaceen-Typus und bei C Zwischentypus von A und B. ×50

oder auch unregelmässig (Fig. 13 C) an. Der Stellungstypus von Fig. 13 A ist der Caryophylaceen-Typus, B der Acanthaceen-Typus, analog der Verhältnisse beim *Najas*-Typus bzw. *Halophila*-Typus der Monokotylen (GOEBEL '28, TROLL '37, ECKARDT '41), und C ist der Zwischentypus von A und B. Die Häufigkeiten dieser drei Typen waren nach meiner zufälligen Beobachtung wie folgt (Tab. 3):

TABELLE 3

Typus	Caryophyllaceen-Typus	Acanthaceen-Typus	Zwischen-Typus
Häufigkeit	7	4	6

Diese scheinbare Dekussation geht nach oben allmählich zum dreigliedrigen Scheinwirtel oder zur echten Dekussation über.

4. Auflösung der Wirtel

Adenophora verticillata FISCH. var. *typica* REGEL. besitzt gewöhnlich 2–6 gliedrige Wirtel und die Blattzahl aufeinanderfolgender Wirtel wird

meistensfalls bis in die Blütenregion unverändert beibehalten, unter Umständen aber auch nicht. Im letzteren Falle variiert die Blattzahl der sukzessiven Wirtel plötzlich (Fig. 14, 15 A) oder mit Zwischenstufe. Bei Fig. 14 geht der viergliedrige Wirtel plötzlich zu der zweigliedrigen, bei Fig. 15 A der dreigliedrige zur viergliedrigen Stellung über, wobei aber die vier neuen Anlagen nicht gleichalt sind und in ungleichen Winkelabständen stehen. Bei Fig. 15 B folgt der dreigliedrige Scheinwirtel auf einen viergliedrigen. Auf einem aus Blättern 5, 6, 7 und 8 bestehenden viergliedrigen Scheinwirtel folgt das Blatt 5 deutlich früher, steht also niedriger als die übrigen, sodass der Vegetationsscheitel durch fast simultane Entwicklung der Blätter 6, 7 und 8 eine etwa dreieckige Form angenommen hat. Bei Anlegung des nächsten Scheinwirtels hatte mithin jede Lücke zwischen den Blättern 6, 7 und 8 Anlegung je einer Anlage veranlasst. Dadurch ist ein dreigliedriger Scheinwirtel mit den drei Blättern 9, 10 und 11 entstanden, wobei das Blatt 9 etwas früher gebildet worden war. Bei Fig. 15 C geht der viergliedrige Wirtel mit Übergangsformen in den fünfzähligen Wirtel über, und zwar entsteht das Blatt 5, welches mit den Blättern 6, 7 und 8 einen Wirtel bilden sollte, früher als die übrigen, weshalb sich die Blätter 9 und 10 in den Lücken zwischen den Blättern 5 und 8 resp. 5 und 6 gebildet haben und die Blätter 9 und 10 ein fünfzähligen Scheinwirtel mit den Blätter 6, 7, und 8 ausmachen. Da nun beim nächstoberen Knoten die neuen Anlagen alle in den Lücken der unteren Blätter entstanden sind, so zeigt die Stellung noch einen fünfgliedrigen Scheinwirtel, der dann aber oben, wie Fig. 15 C zeigt, echt wirtelig geworden ist. Bei Fig. 15 D ist das Blatt b, welches mit a, a′ und a″ einen vierzähligen Wirtel bilden sollte, in der Entwicklung zurückgeblieben und bildet einen dreigliedrigen Scheinwirtel mit Blättern b′ und b″, sodass endlich ein dreizähliger Wirtel die Folge war. Bei einem 4-gliedrigen Scheinwirtel in Fig. 16 A steht das Blatt a beträchtlich niedriger als die übrigen, dadurch ist die Lücke zwischen a′ und a‴ für das Areal von zwei Anlagen etwas zu schmal geworden, sodass die zwei Anlagen b und b′ gezwungen wurden, näher aneinander zu rücken, um damit ein Dédoublement zu haben. Die Stellung im nächstfolgenden Knoten ist mithin einem dreigliedrigen Wirtel verwandt. Die Doppelblattbildung bei Fig. 16 B und C ist im Prinzip ganz gleich wie diejenige von Fig. 16 A. Bei *Veronica virginica* L. var. *japonica* NAKAI begegnet

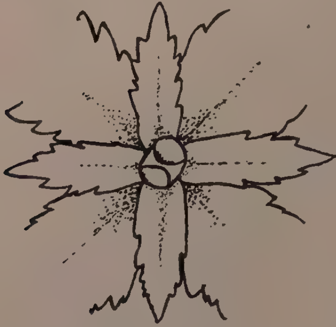


Fig. 14. *Adenophora verticillata* var. *typica*. Vegetationsscheitel von oben. Die Veränderung der Gliederzahl des Wirtels ist plötzlich. ×30

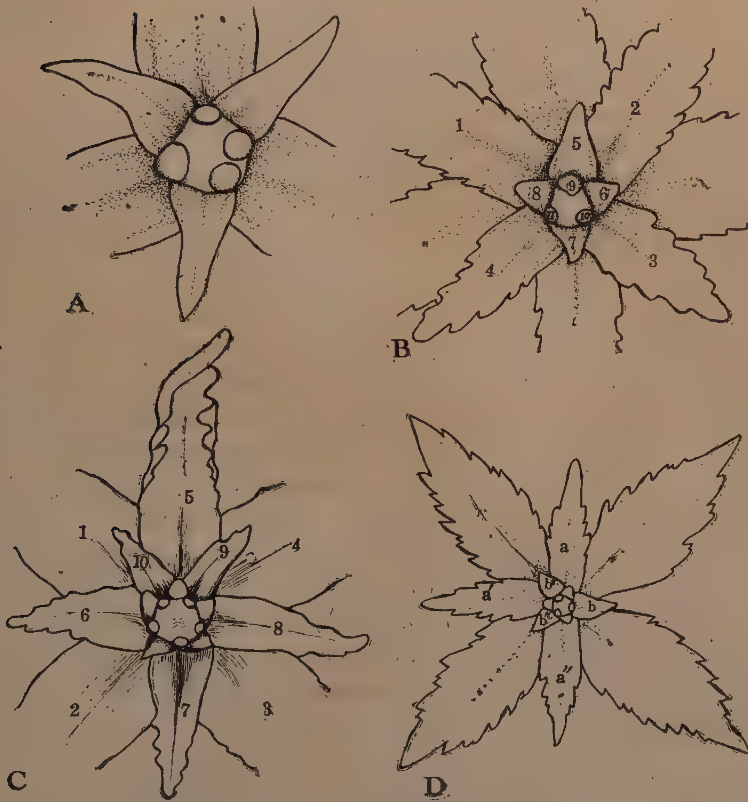


Fig. 15. *Adenophora verticillata* var. *typica.* Vegetationsscheitel mit scheinwirteligen Blattstellungen. A ×65, B, C ×40, D ×20

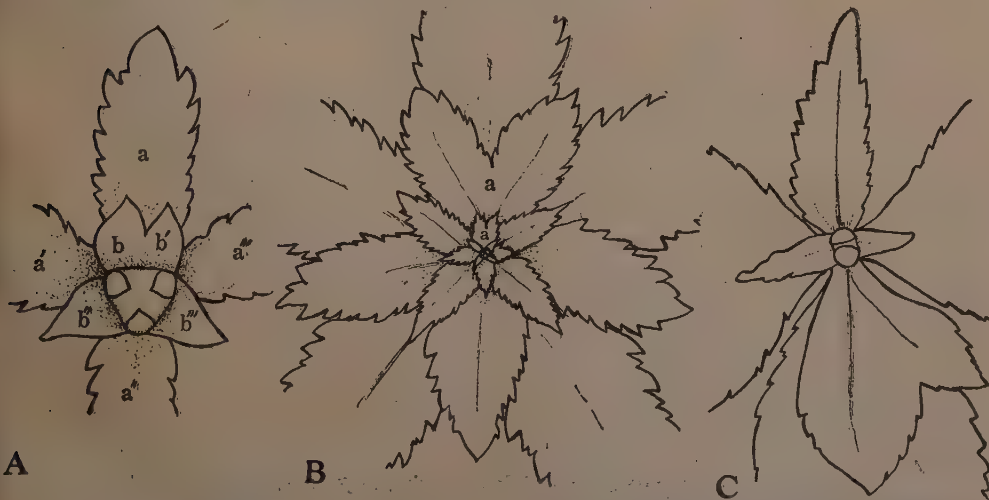


Fig. 16. *Adenophora verticillata* var. *typica.* Scheinwirtel mit Doppelblatt. A ×50, B ×5, C ×25

man auch einem ähnlichen Stellungswechsel. Bei Fig. 17 geht z.B. der 5-gliedrige Wirtel, infolge der bedeutend früheren Entstehung von zwei Blättern b und b′ zu einem 6-gliedrigen über.

Aus dem Obengesagten ist ersichtlich, dass die Blattstellung bei *Adenophora verticillata* und *Veronica virginica* var. *japonica* ursprünglich wirtelig ist: der eigentliche entwicklungsmechanische Zustand wird durch irgendeine Ursache gestört und die Verschiebung der Insertionsstelle der Blätter sowie die Veränderung der Gliederzahl sind die Folge. Die letztere wird hier durch abnorm frühe oder späte Entstehung des Blattes sowie durch die Raumanschlusstendenz der neuen Anlage veranlasst. Ähnliche Doppelblattbildungen bei Zu- und Abnahme der Gliederzahl des Scheinwirtels sind schon bei *Lantana trifolia* (MEER MOHR '31), *Veronica virginica* (SCHMUCKER '33), *V. longifolia* (POHL '34) beobachtet worden. SCHMUCKER, POHL und SCHOUTE ('37) behaupten, dass das Doppelblatt durch Verwachsung zwei nebeneinanderliegender Anlagen entsteht, ohne sich jedoch auf tatsächliche Untersuchungen zu stützen. Nach ZIMMERMANN ('35, p. 273) sollen bei *Apocynum venetum* 3-gliedrige Scheinwirtel, nicht selten sogar die zerstreute Stellung aus der dekussierten durch vertikale Verschiebung ohne Veränderung der Divergenz vorkommen. Bei *Elodea canadensis*, die gewöhnlich dreigliedrige Wirtel trägt, wird die Wirtelstellung nicht selten gestört. Es kommen z.B. bei einem Knoten 4-gliedrige (3+1) und an dem darauffolgenden 5-gliedrige (3+2) Scheinwirtel vor. Hierbei ist ein Blatt eines Wirtels zum oberen Wirtel und die übrigen zwei zum unteren verschoben worden. Durch ähnliche Verschiebung der Blätter entstehen bei *E. densus*, welche gewöhnlich 4-gliedrige Wirtel trägt, 5(4+1) bis 7(4+3) gliedrige Scheinwirtel. In all diesen Fällen ist aber die Alternation der Blätter aufeinanderfolgender Knoten ganz normal (SCHOUTE '22). Derartige Scheinwirtelbildung wurde schon bei *Polygonatum verticillatum* beobachtet (SCHOUTE '22). Nach VELENOVSKÝ ('13) geht die Wirtelstellung von *Elodea canadensis* zuweilen zu Spiralstellungen über. KORIBA ('13) hat auch bei *Hippuris vulgaris* einen ähnlichen Vorgang beobachtet; ebenso auch SCHOUTE ('38). Sogar bei *Aldrovanda vesiculosa, Casualina stricta* ist dies, wenn auch sehr selten, der Fall. Bei der Zwangsdrehung einiger Pflanzen, wie *Galium Mollugo, Dipsacus fullonum, D. silvestris* u.a. treten immer zuerst derartige Schraubenstellungen auf, wobei aber die sämtlichen Blätter

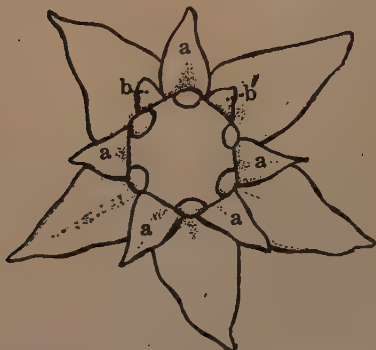


Fig. 17. *Veronica virginica* var. *japonica*. Vegetationsscheitel mit scheinwirteliger Stellung. ×60

stets zu einem Bande verwachsen (KLEBAHN 1888, MASTERS '68, DE VRIES '92). Warum derartige einzeilige Schraubenstellung, die die Zwangsdrehung veranlasst, vorkommt, bedarf noch weiterer Untersuchung.

Jedenfalls kann selbst bei Pflanzen mit normalen Wirtelstellungen oft die wirtelbildende Tendenz dermassen geschwächt werden, dass unter Umständen sogar Schraubenstellung entsteht.

III. Schraubenstellungen

1. Grundspirale und Divergenz

Bei den schraubigen Organstellungen gibt die Grundspirale ohne Zweifel eine wichtige Grundlage zur Bestimmung der Divergenz an. HIRMER und seine Schüler behaupten seit 1922 die sog. Limitdivergenztheorie der regelmässigen Organstellungen, nach welcher die neuen Organe entwicklungsgeschichtlich der Grundspirale entlang mit Limitdivergenz nacheinander entstehen. Dass sich die Organe längs der Grundspirale mit dieser Divergenz, freilich mit gewissen Schwankungen, anordnen, ist eine unbestrittene Tatsache, wie man aus verschiedenen Gründen annehmen darf. Nicht nur (1) die statistischen Untersuchungen der Divergenzwinkel (BARTHELMESS '35, DAVIES '39, FUJITA '39), sondern auch die Tatsache, dass (2) am Vegetationsscheitel kein Organ auf den Orthostichen zu liegen kommt, beweisen dies.

Ob aber die Grundspirale entwicklungsmechanisch das Primäre ist, wie Hirmer behauptet, oder nur ein sekundäres Endresultat einer gewissen anderen Entwicklungsmechanik, ist indessen noch fraglich (FUJITA '39). SACHS, SCHWENDENER, ITERSON u.a. äusserten schon die Meinung, dass die Grundspirale entwicklungsmechanisch das sekundäre sein müsse. Ich konnte auch bei Kompositenköpfchen viele eklatante Beispiele beobachten.

Der Vegetationsscheitel des Köpfchens von *Chrysanthemum nipponicum* MATSUM. ist bekanntlich scheibenförmig. Mitten in der Scheibenblütenbildung, wo sich im peripherischen Teil die Anlagen schon emporgehoben haben, der mittlere Teil jedoch noch nackt geblieben ist und leicht eingesenkt erscheint, sieht man sehr oft, dass der Umriss der Bildungszone nicht regulär zirkelförmig, sondern wellenförmig ist (Fig. 18, 19). Die Anlegung der Köpfchenblüten geht nämlich nicht ordentlich der Grundspirale entlang fort. Ähnliche Abweichungen lassen sich auch bei Köpfchen von *Helianthus annuus* sehen. In Fig. 20 sind die Anlagen in den konjugierten Parastichen 21:34 angeordnet, die Organbildung bleibt aber an einigen Stellen ziemlich zurück. Bei Fig. 36, deren Köpfchen die Zeilen 34:55(?) zeigt, kommt bei einigen Orten keine Organbildung vor. Bei einem Köpfchen von *Calendula officinalis* L. var. *subspathulata* MIQ. mit konjugierten Parastichen 21:34 ist die Anlagebildung auch nur bei

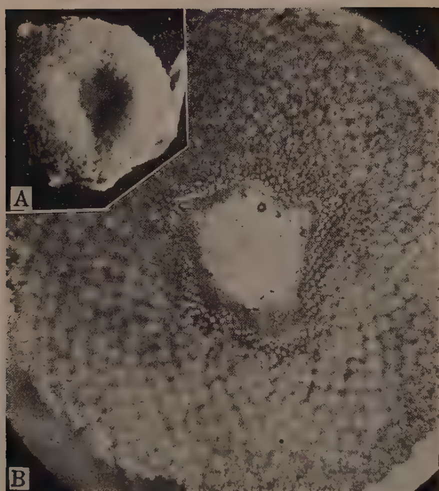


Fig. 18. *Chrysanthemum nipponicum.* Vegetationsscheitel der Blütenköpfchen. Die Anlagebildung geht nicht entlang der Grundspirale nacheinander vor sich, sondern findet an einigen Seiten statt. A ×6, B ×15.

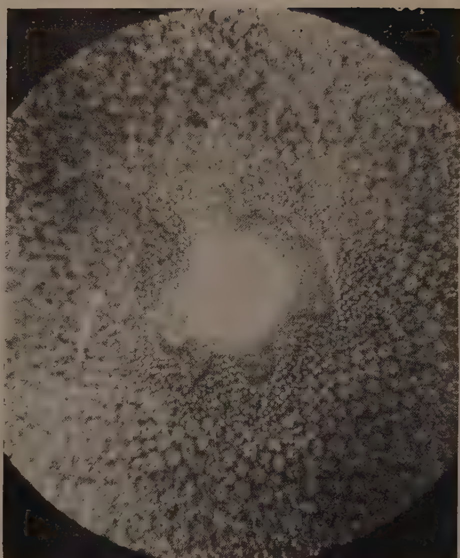


Fig. 19. *Chrysanthemum nipponicum.* Vegetationsscheitel der Blütenköpfchen mit abweichender Organbildung. ×15

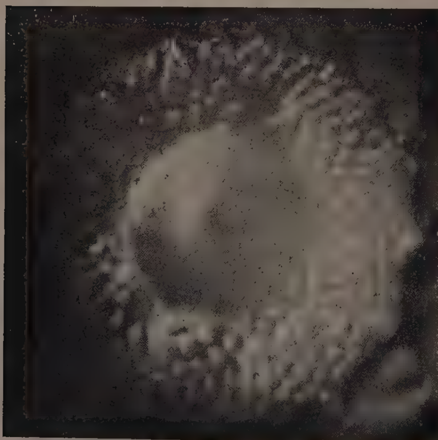


Fig. 20. *Helianthus annuus.* Vegetationsscheitel der Blütenköpfchen mit abweichender Organbildung. Bei einigen Stellen hat sich keine Anlage gebildet. ×35



Fig. 21. *Calendula officinalis* var. *subspathulata*. Die Vegetationsscheitel der Blütenköpfchen. Die Geschwindigkeit der Anlagebildung ist je nach der Seite verschieden. ×20

vereinzelten Stellen gefördert (Fig. 21). Derartige Abweichungen konnte ich auch bei Köpfchen von *Chrysanthemum Leucanthemum* L. und bei Fruchtblattbildung von *Ranunculus* sp. beobachten. Nicht nur bei den Köpfchen, sondern auch bei gewöhnlichen Stengeln ist ähnliches zu sehen.

Bei einem Exemplar von *Amsonia elliptica* RAEM. et SCHULT. (Fig. 22) ist das Blatt 8, welches normalerweise niedriger als Blatt 9 liegen sollte, höher gestellt als Blatt 9, mit anderen Worten, das Blatt 8 wurde später als Blatt 9 gebildet, also nicht in idealer Reihenfolge längs der Grundspirale. Nach allem ist also ersichtlich, dass die Grundspirale entwicklungsmechanisch nicht das Primäre ist. Die Limitdivergenztheorie der Organstellungen, die sich auf die Annahme der Grundspirale stützt, verliert somit ihren theoretischen Untergrund.

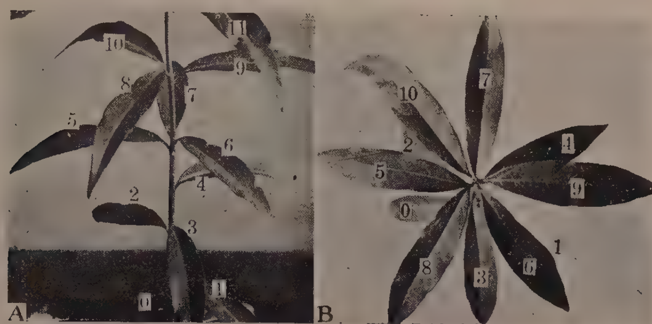


Fig. 22. *Amsonia elliptica.* Blätter in dreizähligen Scheinwirteln angeordnet. A von der Seite, B von oben. $\times 1/3$

Die Limitdivergenztheorie setzt nicht nur die Grundspirale, sondern auch die Divergenz als Primäres voraus. Da aber die Grundspirale entwicklungsmechanisch von sekundärer Natur ist, muss die Divergenz längs der Grundspirale auch von sekundärer, idealer Natur sein.

2. Entstehungsweise der Seitenorgananlage

Bei den regelmässigen Schraubenstellungen entsteht bekanntlich die Anlage des Seitenorgans in akropetaler Reihenfolge und die jüngste Anlage kommt immer in gewisser Entfernung vom Scheitel des Vegetationspunktes zum Vorschein. Die neue Anlage entsteht, wie schon von vielen Forschern (SCHWENDENER, HOFMEISTER, WEISSE, ITERSON u.a.) mehrfach betont wurde, in den weitesten Lücken zwischen den zwei nächstbenachbarten, älteren Genossen.

Die Umrissbildung der neuen Anlage ist je nach den Organen verschieden, bald schreitet sie akropetal, bald basipetal oder auch gleichmässig fort. Das Entwicklungsfeld muss aber vor Emporhebung der Anlage schon gebildet worden sein. Der Verfasser ('38) berichtete an anderer Stelle, dass bei der Sporophyllbildung von *Equisetum hyemale* var. *japonicum* sich zuerst die Zellen im Bildungszentrum der Anlage vergrössern, ehe die Hebung der Sporophyllanlage einsetzt.

Diese Tatsache zeigt ohne weiteres, dass das Entwicklungsfeld physiologisch schon bestimmt worden ist, bevor die Anlage morphologisch sichtbar wird. Nichtdestoweniger wird die neue Anlage, sofern es keine spezielle Tendenz, wie Superposition, Wirtel usw. gibt, gewöhnlich im Anschluss an bereits vorhandene an der tiefsten Stelle der Bildungszone angelegt.

3. Theoretische Betrachtung über den Entstehungsort der neuen Anlage

Das die neue Anlage über der grossen Lücke der bereits gebildeten entsteht, ist wohl schon anerkannte Tatsache. Wie sie nun aber nach der sog. Limitdivergenz gebildet wird, das ist noch eine wichtige Frage.

In einer meiner früheren Arbeit ('39) berichtete ich, dass die neue Anlage bei den Schraubenstellungen, sofern die relative Organgrösse unverändert bleibt, theoretisch an dem Ort entstehen müsste, wo der Winkelabstand die zwei bereits vorhandenen in göttlicher Proportion

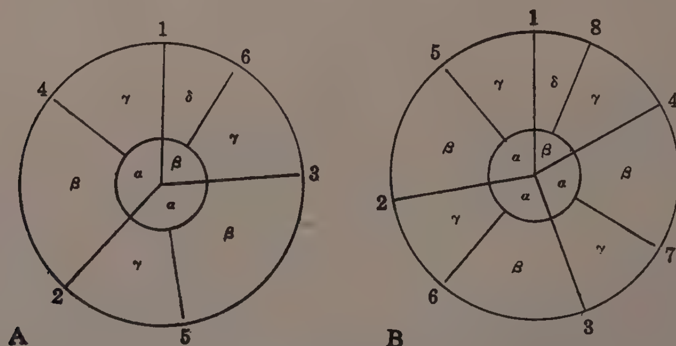


Fig. 23. Diagramme zur Erläuterung der Schraubenstellungen mit der Limitdivergenz α als 137.5° (A) und als 99.5° (B).

$$\frac{\beta}{\alpha} = \frac{\gamma}{\beta} = \frac{\delta}{\gamma} = 0.62 = \chi$$

schneidet (Fig. 23 A). Dies gilt nicht nur für die Hauptreihe, sondern auch für verschiedene Nebenreihen; z.B. bei der I. 1 Nebenreihe (1, 3, 4, 7 ....), deren Divergenz $\alpha = \frac{1}{3+\chi} 360° = 99°30'$ ist[1], sind die Winkelabstände der benachbarten Organe wie folgt: $\beta = 61°30'$, $\gamma = 38°$, $\delta = 23°30'$. Deshalb gelten folgende Verhältnisse: $\frac{\beta}{\alpha} = \frac{\gamma}{\beta} = \frac{\delta}{\gamma} = 0.62$, mit an-

(1) $\chi = 0.6180...$ Das Verhältnis ist als „göttliche Proportion," „goldner Schnitt" oder „stetige Teilung" bekannt.

deren Worten: α, β, γ usw. hängen innig von χ ab, d.h. $\alpha = \frac{1}{3+\chi}\,360°$, $\beta = \frac{\chi}{3+\chi}\,360°$, $\gamma = \frac{\chi^2}{3+\chi}\,360°$, $\delta = \frac{\chi^3}{3+\chi}\,360°$ (Fig. 23 B).

Bei der I.2 Nebenreihe (1, 4, 5, 9 ....), deren Divergenz $\alpha = \frac{1}{4+\chi}$ $360° = 77°57'$ ist, sind $\beta = 48°12'$, $\gamma = 29°45'$, $\delta = 18°27'$. Deshalb gelten die folgenden Verhältnisse:

$$\frac{\beta}{\alpha} = \frac{\gamma}{\beta} = \frac{\delta}{\gamma} = 0.62 = \chi$$

$$\beta = \frac{\chi}{4+\chi}\,360°, \quad \gamma = \frac{\chi^2}{4+\chi}\,360°, \quad \delta = \frac{\chi^3}{4+\chi}\,360°$$

Da der Entstehungsort der neuen Organe bei verschiedenen Zahlenreihen theoretisch der göttlichen Proportion folgt, so müsste das Zustandekommen der Zahlenreihen mit verschiedenen Divergenzen auf dem Verhältnis der relativen Organgrösse zum Umfang des Vegetationsscheitels beruhen.

4. Relative Organgrösse

Bei den regelmässigen Schraubenstellungen folgt das Verhältnis der Winkelabstände zwischen benachbarten Organen, welcher Zahlenreihe sie auch zugehören mögen, immer χ. Die Divergenz und die Zahl der konjugierten Parastichen sind aber je nach den Zahlenreihen verschieden. Wie nun die verschiedenen Schraubenstellungen mit eigenen Divergenzen und konjugierten Parastichen im Pflanzenreich vorkommen, das hängt zweifellos von der relativen Organgrösse ab. Da es selbst bei einundderselben Reihe, z.B. der Hauptreihe, viele Stellungen mit verschiedenen konjugierten Parastichen gibt, so scheint die relative Organgrösse sehr artenreich zu sein. Weil aber die Form und Grösse der Organe infolge eigener Ausgestaltung sowie im Zusammenhang mit dem Längen- resp. Dickenwachstum der Stammachse in der Oberflächenansicht verschiedenerweise modifiziert werden, so ist es schwer, mit Querschnitten des Vegetationsscheitels die Organgrösse genau zu bestimmen.

Nach ITERSON ('07) sollte die relative Organgrösse b, wenn die Organe auf dem Vegetationsscheitel mit gleichen Kreisen in rechtwinkligem Kontakt m:n auf der Zylinderfläche dargestellt werden, folgendes Verhältnis aufweisen: d.h. $b^2 = \frac{1}{m^2+n^2}$. Natürlich ist der Wert von b (ITERSON p. 37, 52) nur annähernd gültig, weil der Vegetationsscheitel in Wirklichkeit weder einem Zylinder, noch einem Kegel, sondern etwa

einem Drehungsparaboloid ähnlich ist und der Umriss der Anlage auch nicht echt kreisförmig ist. Falls die Organe bei regelmässigen Schraubenstellungen wirklich im rechtwinkligen Kontakt entstehen würden, so müsste die Divergenz bei minderzähligem Kontakt wie 1:2 ziemlich viel von χ abweichen, was aber nicht der Fall ist (FUJITA '39, p. 196).

Jedenfalls scheint die relative Organgrösse bei den regelmässigen Schraubenstellungen so reguliert zu werden, dass der Winkelabstand des Bildungszentrums mit dem der Unterlage dem χ-Wert entspricht.

5. Übergangsverhältnisse der konjugierten Parastichen

Bei dem in Fig. 24 bezeichneten Blütenköpfchen von *Helianthus annuus* befinden sich die konjugierten Parastichen von Scheibenblüten



Fig. 24. *Helianthus annuus.* Ein junges Blütenköpfchen im Querschnitt. Der Wechsel der konjugierten Parastichen ist auffallend wie 13:21 → 8:13 → 5:8. Die grossen Ziffern zeigen die Zeilengruppen, die sich je zu einer Zeile vereinigen. ×60

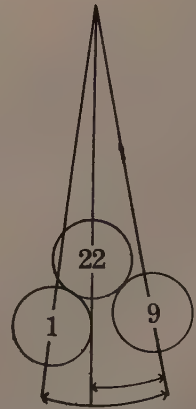


Fig. 25. Diagrammatische Darstellung der Blattstellung 13:21, um das Winkelverhältnis $\frac{9-22}{1-9} = \chi$ zu zeigen.

am Randteile 13:21, nach innen zu vermindern sich aber die Zeilen in 8:13 und in der Mitte in 5:8. Das Verhältnis des Winkelabstandes von einem Organ (z.B. Nr. 22 in Fig. 25) mit dem höhergestellten der zwei

unterliegenden (Nr. 9) sowie desjenigen der zwei letzteren (Nr. 1 u. 9), also $\frac{9-22}{1-9}$, beträgt je nach den Knospen wie folgt (Tab. 6) :[1]

TABELLE 6

22)	$\frac{9-22}{1-9} = \frac{11^\circ}{18^\circ} = 0.61$	41)	$\frac{33-41}{28-33} = \frac{19^\circ}{35^\circ} = 0.54$
23)	$\frac{10-23}{2-10} = \frac{13.5^\circ}{22.5^\circ} = 0.6$	42)	$\frac{34-42}{29-34} = \frac{16.5^\circ}{30^\circ} = 0.55$
24)	$\frac{11-24}{3-11} = \frac{12^\circ}{19.5^\circ} = 0.62$	43)	$\frac{35-43}{30-35} = \frac{17.5^\circ}{31.5^\circ} = 0.56$
25)	$\frac{12-25}{4-12} = \frac{11.3^\circ}{18^\circ} = 0.63$	44)	$\frac{36-44}{31-36} = \frac{19^\circ}{36^\circ} = 0.53$
26)	$\frac{13-26}{5-13} = \frac{12^\circ}{20^\circ} = 0.6$	45)	$\frac{37-45}{32-37} = \frac{18^\circ}{31^\circ} = 0.58$
27)	$\frac{14-27}{6-14} = \frac{14^\circ}{21^\circ} = 0.67$	46)	$\frac{38-46}{33-38} = \frac{17.5^\circ}{30^\circ} = 0.58$
28)	$\frac{15-28}{7-15} = \frac{14^\circ}{22.5^\circ} = 0.62$	47)	$\frac{39-47}{34-39} = \frac{19^\circ}{33^\circ} = 0.58$
29)	$\frac{16-29}{8-16} = \frac{12^\circ}{19^\circ} = 0.63$	48)	$\frac{40-48}{35-40} = \frac{20^\circ}{36^\circ} = 0.56$
30)	$\frac{17-30}{9-17} = \frac{11^\circ}{17.5^\circ} = 0.63$	49)	$\frac{41-49}{36-41} = \frac{21.5^\circ}{39^\circ} = 0.55$
31)	$\frac{18-31}{10-18} = \frac{14.5^\circ}{23^\circ} = 0.63$	50)	$\frac{42-50}{37-42} = \frac{19^\circ}{31^\circ} = 0.61$
32)	$\frac{19-32}{11-19} = \frac{14^\circ}{21^\circ} = 0.67$	51)	$\frac{43-51}{38-43} = \frac{21^\circ}{30.5^\circ} = 0.69$
33)	$\frac{20-33}{12-20} = \frac{12.3^\circ}{20^\circ} = 0.62$	52)	$\frac{44-52}{39-44} = \frac{23^\circ}{38^\circ} = 0.61$
34)	$\frac{21-34}{13-21} = \frac{11.5^\circ}{19^\circ} = 0.61$	53)	$\frac{45-53}{40-45} = \frac{21^\circ}{34^\circ} = 0.62$
35)	$\frac{22-35}{14-22} = \frac{13.5^\circ}{19^\circ} = 0.71$	54)	$\frac{49-54}{46-49} = \frac{27^\circ}{52^\circ} = 0.52$
36)	$\frac{23-36}{15-23} = \frac{14^\circ}{22.5^\circ} = 0.62$	55)	$\frac{50-55}{47-50} = \frac{28^\circ}{49^\circ} = 0.57$
37)	$\frac{29-37}{24-29} = \frac{18.5^\circ}{30^\circ} = 0.62$	56)	$\frac{51-56}{48-51} = \frac{35^\circ}{55^\circ} = 0.64$
38)	$\frac{30-38}{25-30} = \frac{16^\circ}{27^\circ} = 0.59$	57)	$\frac{52-57}{49-52} = \frac{40^\circ}{59^\circ} = 0.68$
39)	$\frac{31-39}{26-31} = \frac{21.5^\circ}{35^\circ} = 0.61$	58)	$\frac{53-58}{50-53} = \frac{33.5^\circ}{51^\circ} = 0.66$
40)	$\frac{32-40}{27-32} = \frac{21^\circ}{38^\circ} = 0.55$	59)	$\frac{54-59}{51-54} = \frac{29^\circ}{52^\circ} = 0.56$
		60)	$\frac{55-60}{52-55} = \frac{38^\circ}{55^\circ} = 0.69$

(1) Die Messung des Winkels wurde auf der Photographie der gefärbten Mikrotomschnitte mit Hilfe des Gradbogens durchgeführt.

Aus diesen Zahlen können wir ersehen, dass die Winkelverhältnisse sich fast χ nähern, wenngleich mit einigen abweichenden Werten.

Da das Wachstum der Scheibe begrenzt ist, so wird der Umfang der Bildungszone desto kleiner, je näher sie dem Zentrum kommt. Da aber die Organanlagen ungefähr bestimmte Grösse haben, so wird die relative Organgrösse nach dem Zentrum hin immer grösser. Mit der Verminderung der Schrägzeilen von 13:21 nach 8:13 und 5:8 vergrössert sich die relative Organgrösse immer mehr. Bei der Vergrössung der relativen Grösse muss aber ein Übergangswert der relativen Organgrösse auftreten, und die Stellung weist dabei einen dreizähligen Kontakt mit Zeilenwechsel auf. Die Organe 40, 41, 42, 43, 44, 45 u.a. sind hier gerade an der Übergangsstelle vorhanden, die relative Organgrösse wird mithin weit grösser als beim peripherischen Teil, deshalb weisen die Winkelverhältnisse nicht den regelrechten χ-Wert auf. Dies ist besonders im mittleren Teil der Scheibe der Fall.

Aus Ebengesagtem können wir ersehen, dass die Bestimmung der Entstehungsorte der neuen Organe nicht allein durch die gegenseitigen Raumverhältnisse, sondern auch durch die Organgrösse selbst beeinflusst worden sind. Wäre die Anlage ursprünglich als Punkt determiniert worden, so würde sie ohne weitere Beziehung des unteren Raumes in dem dem χ-Wert entsprechenden Ort angelegt werden. Da aber jedes Organ eine gewisse Grösse besitzt, so wird das Bildungszentrum derart bestimmt, dass die Wirkungssphäre des Organs den offenen Raum der Unterlage ausfüllt.

Bei dem Zeilenwechsel treten die Ab- oder Zunahme der Parastichen nicht willkürlich, sondern nach gewissen Regeln auf, und zwar erfährt bei der normalen Zunahme bei regelmässigen Schraubenstellungen eine niedrigere Zeile der konjugierten Parastichen ein- oder zweimalige Verzweigung, die höheren Zeilen gehen dagegen ungestört fort, während bei der Abnahme der Parastichenzahl sich nur die höheren Zeilen vermindern.

Bei den Blütenköpfchen von *Chrysanthemum frutescens* ist die Zahl der konjugierten Parastichen der Scheibenblüten an der Peripherie 13:21, geht aber nach innen zu in 8:13 über (Fig. 26). Beim Übergang erfährt das Köpfchen, soweit ich bisher beobachtet habe, stets eine Verminderung einiger 21er Zeilen, während die 13er Zeilen unverändert fortschreiten. Bei der Verminderung vereinigen sich zwei oder drei Zeilengruppen der 21er Zeilen an acht Stellen zu je einer Zeile, die vereinigenden Zeilengruppen der genannten Parastichen sind dabei in der Richtung der Parastichen gesehen, gewöhnlich wie folgt: 3, 3, 2, 3, 2, 3, 3, 2. Die konjugierten Parastichen 8:13 gehen auch früher oder später zu 5:8 über, hierbei vereinigen sich je zwei oder drei Zeilengruppen von 13er Zeilen an fünf Stellen in der Ordnung von 3, 3, 2, 3, 2 zu einer Zeile. Im Zentralteil des Köpfchens vermindern sich die 8er Zeilen weiter durch Vereinigung

der zwei oder drei Zeilengruppen an drei Stellen zu 3:5. Die Anordnung der Zeilengruppen ist 3, 3, 2. Bei *Senecio vulgaris* begegnet man auch ähnlichen Fällen (Fig. 27).

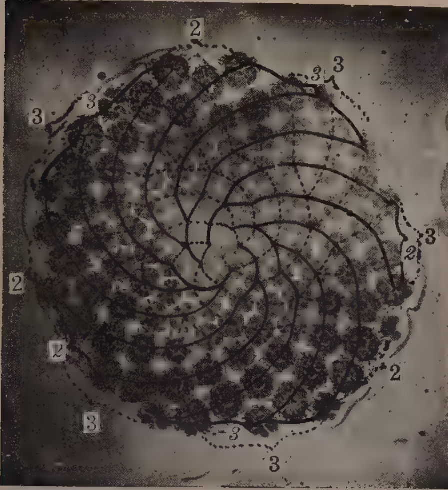


Fig. 26. *Chrysanthemum frutescens.* Querschnitt eines jungen Blütenköpfchens. Die Ziffern zeigen die Zeilengruppen, die sich je zu einer Zeile vereinigen. ×50



Fig. 27. *Senecio vulgaris* L. Querschnitt eines jungen Blütenköpfchens. Parastichenwechsel: 8:13→5:8→3:5. ×90

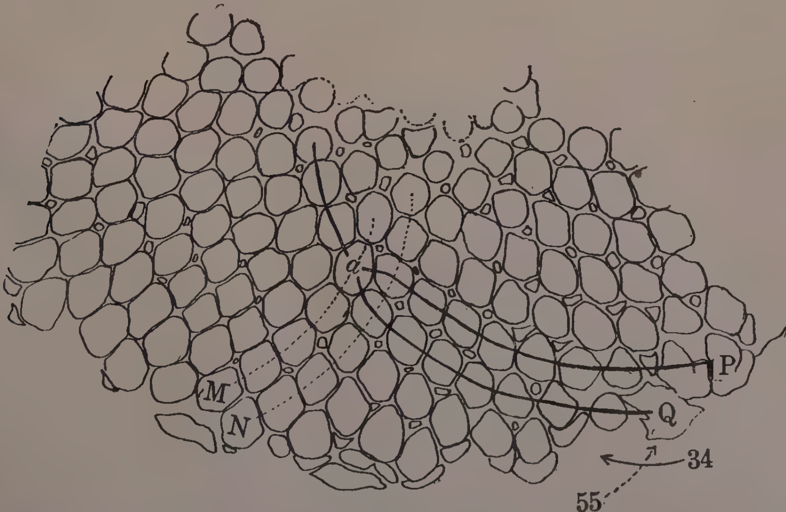


Fig. 28. *Helianthus annuus.* Ein Teil des Querschnittes eines jungen Blütenköpfchens. Die Organe der M-Zeilen sind etwas grösser als die der N-Zeilen, deshalb vereinigen sich die P- und Q-Zeilen bei Organ a. ×50

Der Zeilenwechsel wird unter Umständen durch Bildung abnorm grosser Anlagen begleitet. Bei einem Köpfchen von *Helianthus annuus* mit konjugierten Parastichen 34:55, wie Fig. 28 zeigt, sind die Organe der



Fig. 29. Blütenköpfchen von *Chrysanthemum nipponicum*. ×5

Zeile M der Zeilenrichtung entlang etwas grösser als die der danebenstehenden Zeile N, besonders ist Organ a so gross, dass die konjugierten Zeilen P und Q sich bei a zu einer Zeile vereinigen, um dort die 34[er] Zeilen zu 33[ern] zu vermindern. Der Zahlenwechsel der Parastichen kann auch durch plötzliche Veränderung der Organgrösse erfolgen. Bei dem in Fig. 29 A gezeigten Köpfchen von *Chrysanthemum nipponicum* vermindern sich die Parastichen 20:23 durch Vereinigung von zwei 23[er] Zeilen an ungefähr gegenständigen Stellen zu 20:21. Bei Fig. 29 B vermindern sich auch die Parastichen 22:24, zuerst zu 22:22, dann zu 22:21, und ferner durch Verminderung an den beiden konjugierten Parastichen zu 21:18.

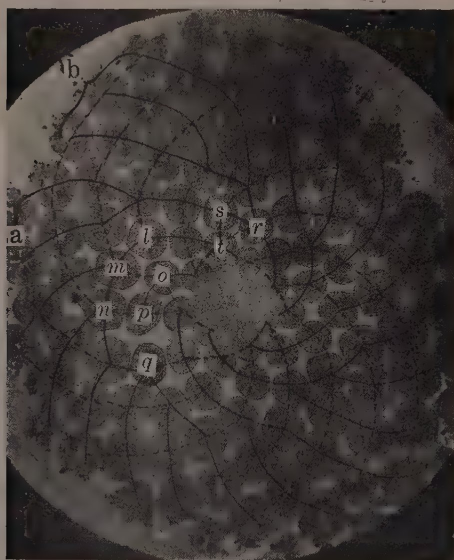


Fig. 30. *Chrysanthemum frutescens*. Ein junges Blütenköpfchen im Querschnitt. Die Organstellungen mit konjugierten Parastichen 13:21 gehen allmählich zur Nebenreihe 7:11, dann zu 4:7 über. ×50

Bei einem Köpfchen von *Chrysanthemum frutescens* (Fig. 30)) betragen die konjugier-

ten Parastichen an der Peripherie 13:21, in der Mitte aber 7:11, dann 4:7. Die 21er Parastichen, die bei gewöhnlichen Fällen zu 8er übergehen sollte, erfolgten durch Vereinigung von a- und b-Zeilen zu 7er. Die 13er Parastichen (gestrichelte Zeile) verminderten sich hier infolge Vereinigung der Zeilen m und l zu o, und r und s zu t in 11er Parastichen. Die Anlage p war weit entfernt von q nur im Kontakt mit Anlage n entstanden, so verkleinerte sich der Raum zwischen m und p, dass die Organe l, m und o einen dreizähligen Kontakt aufweisen und die Vereinigung der l- und m-Zeilen die Folge war.

6. Blattstellung der Keimpflanzen

Es ist von Interesse und lehrreich, dass bei Keimpflanzen der Dikotylen die dekussierte oder dreigliedrige Wirtelstellung oft zu Schraubenstellungen übergeht. Goebel ('13) hielt für eine Anzahl Monokotylen die 1/2-, für eine Anzahl Dikotylen die dekussierte Blattstellung als Ausgangsstellung und erklärte die Schraubenstellungen als Folge der Scheiteltorsion in diesen ursprünglichen Stellungen. Neuerdings haben auch Troll ('37) und Haccius ('39) bei den Keimpflanzen der Dikotylen die Distichie als Übergangsform von wirteligen Kotyledonen zu schraubigen Stellungen betrachtet, was bei den Monokotylen der Fall zu sein pflegt.(1) Beim Anschluss der Distichie an den Kotyledonarwirtel unterschied Troll zwei Grundformen: den *Phaseolus*-Typus mit Primärblattwirtel und den *Vicia*-Typus ohne solchen. Sie führen diese Veränderung,—Dekussation →Distichie→Dispersion—auf Veränderung der Symmetrieverhältnisse innerhalb des Vegetationspunktes zurück. Beim Stellungswechsel der Keimpflanzen sind jedoch neben diesem inneren Vorgang noch äussere mechanische Faktoren vorhanden.

Bei *Chrysanthemum coccineum* L. sind die Kotyledonen zu einer ringförmigen Scheide verwachsen. Die zwei auf den Kotyledonen in gekreuzter Stelle folgenden Blätter zeigen Distichie, d.h. die Stellung ist der sog. *Vicia*-Typus von Troll. Fig. 31 zeigt zwei Sprossen, bei denen die Stellung der neuen Blattanlage durch die Entwicklungsort der Achselknospe in verschiedener Weise beeinflusst worden ist. Bei Fig. 31 a entsteht das Blatt 1 nicht in gekreuzter Stelle zu den Kotyledonen, sondern ist etwas seitlich verschoben, was auf die Raumverhältnisse zurückzuführen sein dürfte. Beispielweise entsteht Blatt 2 im gegenständigen Raum des Blattes 1, aber die Achselknospe des Blattes 1 ist ziemlich gross, sodass das Blatt 3 nicht gegenüber dem Blatt 2 entstehen konnte, sondern seitlich verschoben wurde. Bei dem Spross in Fig. 31 b ist hingegen das Blatt 3 in dem vom Blatt 2 vollständig umgegebenen Raum entstanden,

(1) Dass bei den Keimpflanzen die Distichie als Übergangsstellung auftritt, wurde schon von Iterson ('07) berichtet.

sodass das Blatt 3 gegenüber von Blatt 2 ohne Beeinflussung der Achselknospe des Blattes 1 entstanden ist. Bei Fig. 31 a ist ferner das Blatt 3 ziemlich viel früher entstanden als bei Fig. 31 b, deshalb wurde das Blatt 3 von der Achselknospe des Blattes 1 abgelenkt. Solche Verhältnisse sind also nicht einfach als innere Tendenz des Vegetationspunktes zu betrachten, sondern die gegenseitige Beeinflussung von Gestalt, Grösse und Ent-

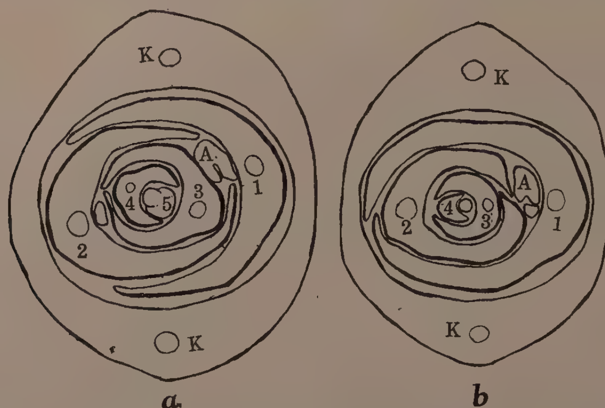


Fig. 31. *Chrysanthemum coccineum.* Querschnitt von zwei Keimpflanzen. Auf die Kotyledonen (K) folgt die Distichie, bei a weisen die inneren Blätter die Spirodistichie auf. A Achselknospe a, b ×40

wicklungsfolge der Unterlage kann unter Umständen eine entscheidende Rolle spielen. Die von HACCIUS ('39, p. 141) bezeichneten verschiedenen Übergangsformen von Orthodistichie zu Spirodistichie bei Keimlingen von Dikotylen sind auch auf zeitliche Differenz des Auftretens der Anlage zurückzuführen.

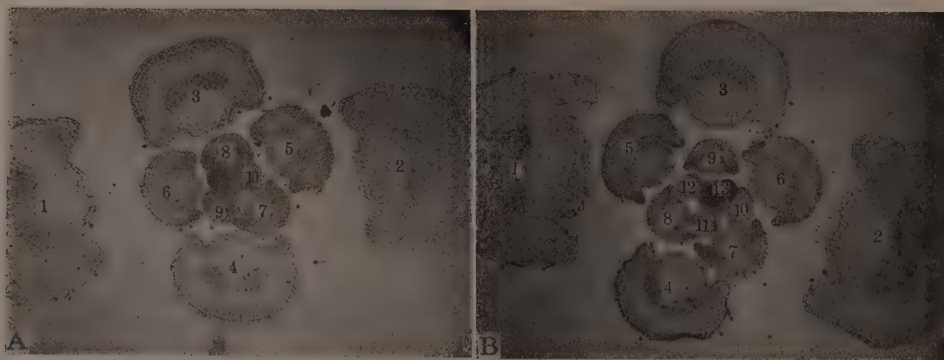


Fig. 32. *Capsicum annuum.* Querschnitt des Vegetationspunktes der Keimpflanzen nach Hauptreihe (A) und I. 1 Nebenreihe (B). Die Kotyledonen sind weggenommen. ×50

Bei *Capsicum annuum* L. habe ich zufällig einen Spross mit einer Nebenreihe 3:4 gefunden. Die Entstehungsweise der Blätter zeigte ein interessantes Verhalten im Vergleich mit der normalen Hauptreihe.

Gewöhnlich entsteht das Blatt 5 im Raum zwischen Blatt 2 und 3 (Fig. 32 A), aber bei der vorliegenden Nebenreihe entstand es zwischen Blatt 1 und 3 (Fig. 32 B), doch der Entwicklungsgrad der Blätter 5 und 6 war ungefähr gleich. Vielleicht ist hier die Blattbildung zwischen 1 und 3 mit der ungewöhnlichen Verdickung des Vegetationsscheitels früher veranlasst worden als zwischen 2 und 3. Der Raum zwischen 5 und 7 ist im Zusammenhang damit grösser geworden als der zwischen 5 und 6, sodass das Blatt 8, welches bei der Hauptreihe an der Seite des Blattes 3 entstehen sollte, hier in dem Raum zwischen 4 und 5 entstanden ist. Auch die Räume zwischen 7 und 9 sowie 7 und 8, die denjenigen bei der Hauptreihe zwischen 7 und 8 resp. 7 und 9 entsprechen, sind so breit, dass bei jenem zwei Organe (Blatt 10, 13), bei diesem eines (Blatt 11) entstanden sind. Deshalb konnte hier die viergliedrige Schraubenstellung (I.l. Nebenreihe) vorkommen.

Mit dem Stellungswechsel geht stets die Divergenzveränderung zusammen. Es seien hier beispielweise zwei Fälle bei den Keimpflanzen von *Helianthus annuus* gezeigt (Tab. 7, Fig. 33).



Fig. 33. *Helianthus annuus*. Querschnitt einer Keimpflanze. Die Kotyledonen sind weggenommen. ×40

TABELLE 7

A (Fig, 33)

Divergenz	
1 —1′	178°
1′—2	92°
2 —2′	174°
2′—3	101°
3 —4	170°
4 —5	122°
5 — 6	152°
6 —7	135°
7 —8	133°
8 —9	144°

Winkelverhältnis (G : der grosse Winkel)

2) $\frac{1'-2}{1-1'(G)} = \frac{92^\circ}{182^\circ} = 0.51$

2′) $\frac{1'-2'}{1-1'} = \frac{94^\circ}{178^\circ} = 0.53$

3) $\frac{2'-3}{2-2'(G)} = \frac{101^\circ}{186^\circ} = 0.54$

4) $\frac{2'-4}{2-2'} = \frac{89^\circ}{174^\circ} = 0.51$

5) $\frac{4-5}{3-4(G)} = \frac{122^\circ}{190^\circ} = 0.64$

6) $\frac{4-6}{3-4} = \frac{86^\circ}{170^\circ} = 0.51$

7) $\frac{5-7}{4-5} = \frac{73^\circ}{122^\circ} = 0.60$

8) $\frac{6-8}{5-6} = \frac{92^\circ}{152^\circ} = 0.61$

9) $\frac{7-9}{6-7} = \frac{83^\circ}{135^\circ} = 0.61$

B

Divergenz	
1 —1′	182°
1′—2	89°
2 —2′	177°
2′—3	99°
3 —4	169°
4 —5	121°
5 —6	147°
6 —7	138°
7 —8	137°

2) $\frac{1'-2}{1-1'} = \frac{89^\circ}{178^\circ} = 0.50$

2′) $\frac{1'-2'}{1-1'(G)} = \frac{94^\circ}{182^\circ} = 0.52$

3) $\frac{2'-3}{2-2'(G)} = \frac{99^\circ}{183^\circ} = 0.54$

4) $\frac{2'-4}{2-2'} = \frac{92^\circ}{177^\circ} = 0.52$

5) $\frac{4-5}{3-4(G)} = \frac{121^\circ}{191^\circ} = 0.63$

6) $\frac{4-6}{3-4} = \frac{92^\circ}{169^\circ} = 0.54$

7) $\frac{5-7}{4-5} = \frac{75^\circ}{121^\circ} = 0.62$

8) $\frac{6-8}{5-6} = \frac{85^\circ}{147^\circ} = 0.58$

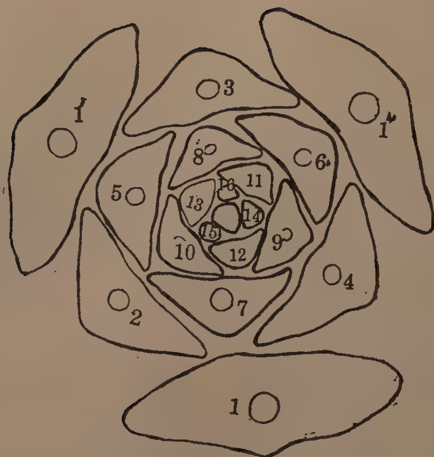


Fig. 34. *Cryptomeria japonica*. Querschnitt einer Keimpflanze. Der dreizählige Wirtel der Kotyledonen und Primärblätter geht allmählich zur Schraubenstellung über. Die Kotyledonen sind weggenommen. ×45

Bei der dekussierten Stellung ist das Winkelverhältnis ungefähr 0.5, in zerstreuter Stellung aber zeigt es den χ-Wert, freilich mit gewissen Schwankungen. Bei diesem Übergang verändert sich aber das Winkelverhältnis entlang der Grundspirale nicht regelmässig nebeneinander, sondern ist je nach den Parastichen verschieden. Jedenfalls wird aber die Tendenz der Dekussation allmählich durch die von χ ersetzt.

Bei *Cryptomeria japonica* (Fig. 34) zeigen die Kotyledonen dreigliedrige Wirtel, dann gehen diese zur Spirotristichie und endlich zu Schraubenstellungen über. Die Divergenz weist auch einen Übergang mit Schwankungen auf.

1 —1′	124°	5— 6	132°	11—12	136°
1′—1″	118°	6— 7	126°	12—13	128°
1″—2	180°	7— 8	162°	13—14	150°
2 —3	120°	8— 9	125°	14—15	138°
3 —4	130°	9—10	130°	15—16	137°
4 —5	162°	10—11	154°		

Die Winkelverhältnisse sind wie folgt (Tab. 8).

TABELLE 8

2) $\frac{1'-2}{1-1'} = \frac{62°}{124°} = 0.5$

3) $\frac{1''-3}{1'-1''} = \frac{60°}{118°} = 0.51$

4) $\frac{1''-4}{1-1''} = \frac{70°}{118°} = 0.59$

5) $\frac{3-5}{2-3} = \frac{68°}{120°} = 0.57$

6) $\frac{4-6}{3-4} = \frac{66°}{130°} = 0.51$

7) $\frac{4-7}{2-4} = \frac{60°}{110°} = 0.55$

8) $\frac{6-8}{5-6} = \frac{72°}{132°} = 0.55$

9) $\frac{7-9}{6-7} = \frac{73°}{126°} = 0.58$

10) $\frac{8-10}{7-8} = \frac{105°}{162°} = 0.65$

11) $\frac{9-11}{8-9} = \frac{76°}{125°} = 0.61$

12) $\frac{10-12}{9-10} = \frac{70°}{130°} = 0.54$

13) $\frac{11-13}{10-11} = \frac{96°}{154°} = 0.62$

14) $\frac{12-14}{11-12} = \frac{82°}{136°} = 0.6$

15) $\frac{13-15}{12-13} = \frac{72°}{128°} = 0.56$

16) $\frac{14-16}{13-14} = \frac{85°}{150°} = 0.57$

Also geht die äquidistanziale Bildungstendenz allmählich zu der von χ über, wenn auch mit Schwankungen.

IV. Abweichende Organstellungen

Bei einigen Pflanzen kommen nicht selten abweichende Organstellungen vor. Bei Blütenköpfchen von *Helianthus annuus* steht die Organbildung des öfteren an einigen Seiten still. So ist bei Fig. 35 die Anlagebildung an der a- und der b-Seite ziemlich unregelmässig mit sterilen Arealen, dasselbe gilt auch für die Organstellung an der c-Seite. Die konjugierten Parastichen sind am Randteil 21:34, verringern sich aber



Fig. 35. ***Helianthus annuus.*** **Vegetationsscheitel eines Blütenköpfchens mit abweichenden Organstellungen. Bei a, b, c sind die Organstellungen unregelmässig, besonders bei a sind hie und da einige sterile Flecke vorhanden. ×35**



Fig. 36. ***Helianthus annuus.*** **Vegetationsscheitel eines Blütenköpfchens. Die Entwicklungsweise der Organe ist sehr unregelmässig mit sterilen Zonen an verschiedenen Seiten. ×45**

später durch Abnahme von 3 der 34er Zeilen in 21:31. Aus der Bildungsweise an der a-Seite können wir auch ersehen, dass die Tendenz der Organbildung den Parastichen entlang fortschreitet. Bei den in Fig. 36 gezeigten Köpfchen treten einige Sterilzonen auf, obwohl die Parastichen an den übrigen Stellen sehr deutlich sind. Die Zahl der konjugierten Parastichen scheint ungefähr 34:55 zu sein. Auch hier ist also ersichtlich, dass die Grundspirale entwicklungsmechanisch nicht das Primäre ist und die Organstellungen je nach der Seite wenigstens bis zu einem gewissen Grade selbständig sind.

Bei den Blütenköpfchen von Kompositen sind die Blütenstellungen in der Mitte meistens unregelmässig. Bei einem Köpfchen von *Calendula officinalis* var. *subspathulata* (Fig. 37) sind die konjugierten Parastichen am Randteil 21:34, die 34er Zeillen werden aber später zu 30er Zeilen reduziert. Dabei schreiten die 21er Zeilen ungestört fort, während die Organe in den konjugierten Zeilen in verschiedener Weise verändert worden sind. Die Organe der a-Zeile sind z.B. grösser als die der b-Zeile, und unter den c-, d- und e-Zeilen sind die Organe der d- und c-Zeilen grösser als die der e-Zeile. In der Mitte des Köpfchens sind nun vier

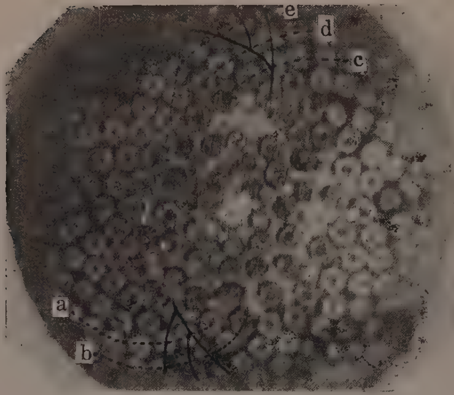


Fig. 37. *Calendula officinalis*. Ein junges Blütenköpfchen von oben. Die Organstellungen im Zentralteil sind unregelmässig. ×35

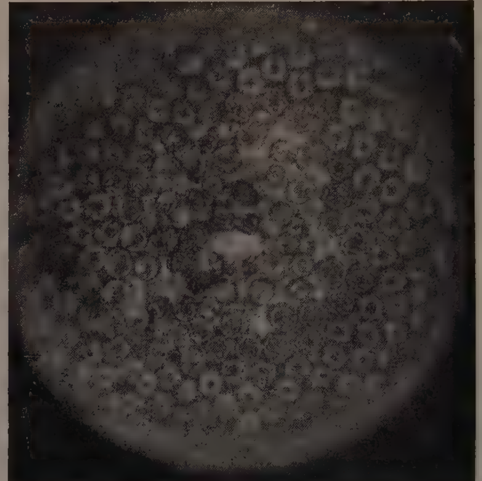


Fig. 38. *Calendula officinalis*. Ein junges Blütenköpfchen von oben. Im Zentralteil ist die Organstellung unregelmässig. ×35

sterile Bezirke entstanden, die Organgrössen sind auch etwas ungleich, deshalb ist die Konjugation der Parastichen auch unklar geworden. Auch Fig. 38 lässt ähnliches erkennen. Hier ist aber die Tendenz der Organbildungen entlang der Parastichen selbst bei den unregelmässigen Stellungen noch deutlich zu verfolgen.

Bei den Köpfchen von *Chrysanthemum nipponicum* beenden unter Umständen einige Anlagen bald nach ihrer Entstehung ihre weitere Entwicklung und verschrumpfen. Dabei nehmen die benachbarten Anlagen entsprechend an Grösse zu, um die freien Räume auszufüllen. Bei einem Köpfchen (Fig. 39 A) ist an der oberen Seite die Anlagebildung sistiert worden und die Knospen vergrösserten sich dort schon stärker, während an der unteren Hälfte die Neubildung soweit fortgeschritten ist, und zwar bis über die Mitte hinaus, dass hier verschiedene augenfällige Parastichen mit kleinen Knospen eine exzentrische Stellung erhielten.

Bei Fig. 39 B ist das Köpfchen sogar halbmondfömig geworden, weil die Bildungsfläche an der Hälfte des Köpfchens untauglich geworden ist.

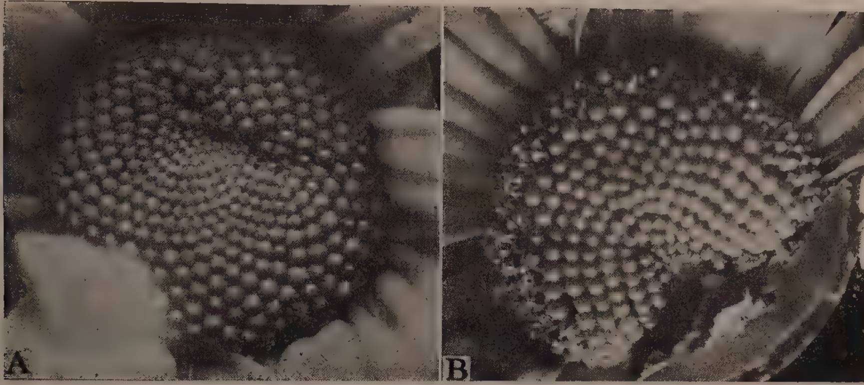


Fig. 39. *Chrysanthemum nipponicum.* Zwei Blütenköpfchen mit sekundär abweichenden Organstellungen. ×3

V. Die mehrfachen Systeme bei den Schraubenstellungen

Die mehrfachen Systeme der Organstellungen, wie Bijugie und Trijugie, kommen im Pflanzenreich nur selten vor. Die bijugate Stellung, welche zwei Grundspiralen aufweist, wurde schon bei *Cephalotaxus drupacea* (ITERSON '07), *C. Fortunei* (BARTHELMESS '35) und *Pterocactus Kunjii* (BILHUBER '33) gefunden. Bei *Magnolia stellata, Michelia fuscata* und *M. compressa* var. *latifolia* zeigen auch die Staub- und Fruchtblätter derartige Stellungen (FUJITA '38). Die trijugate Stellung, die drei Grundspiralen aufweist, wurde auch schon bei *Araucaria excelsa* von BARTHELMESS ('35) berichtet.

Bei den mehrfachen Systemen treten die Organbildungen in zwei oder drei Sektoren des Vegetationsscheitels selbständig auf, und es ist schon bekannt, dass die Divergenz bei der Bijugie sowie der Trijugie je 1/2 und 1/3 von derjenigen des einfachen Systems beträgt. Die neuen Organe entstehen, wie das beigefügte Schema Fig. 40 veranschaulicht, zwischen zwei bereits vorhandenen Organen an der Stelle nach χ. Die Winkelverhältnisse der Organe bei *Cephalotaxus drupacea* mit 4:6 konjugierten Parastichen sind wie folgt (Fig. 41 und Tab. 9).

Wie man sieht, sind die Winkelverhältnisse der jeweils entsprechenden Organe von den beiden Halbseiten nicht gleichwertig. Dies zeigt uns, dass die Organbildung bei beiden Sektoren des Vegetationskegels bis zu einem gewissen Grade selbständig ist.

Die Divergenz des einfachen Systems der Hauptreihe ist $\chi^2 360°$, bei Bijugie $\chi^2 180°$, und bei Trijugie $\chi^2 120°$. Die Divergenz, wie oben erwähnt,

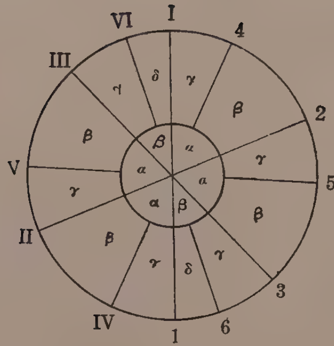


Fig. 40. Diagramm der bijugaten Organstellungen mit Limitdivergenz $\alpha = \frac{137.5^\circ}{2}$.

$$\frac{\beta}{\alpha} = \frac{\gamma}{\beta} = \frac{\delta}{\gamma} = 0.62 = \chi$$

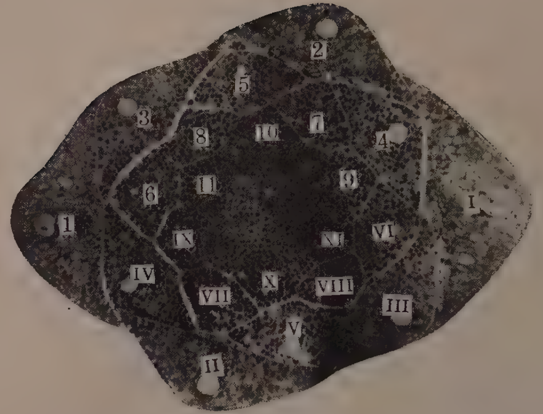


Fig. 41. *Cephalotaxus drupacea.* Querschnitt der Sprosscheitel mit bijugaten (4:6) Blattstellungen. ×50

TABELLE 9

2) $\frac{1-2}{1-I} = \frac{112^\circ}{181^\circ} = 0.62$	II) $\frac{I-II}{1-I} = \frac{111^\circ}{179^\circ} = 0.62$
3) $\frac{2-3}{1-2} = \frac{70^\circ}{112^\circ} = 0.63$	III) $\frac{II-III}{I-II} = \frac{69^\circ}{111^\circ} = 0.63$
4) $\frac{2-4}{I-2} = \frac{42^\circ}{69^\circ} = 0.61$	IV) $\frac{II-IV}{1-II} = \frac{42^\circ}{68^\circ} = 0.62$
5) $\frac{3-5}{2-3} = \frac{42^\circ}{70^\circ} = 0.60$	V) $\frac{III-V}{II-III} = \frac{40^\circ}{69^\circ} = 0.58$
6) $\frac{IV-6}{3-IV} = \frac{37^\circ}{66^\circ} = 0.56$	VI) $\frac{4-VI}{III-4} = \frac{39^\circ}{70^\circ} = 0.56$
7) $\frac{5-7}{4-5} = \frac{39^\circ}{70^\circ} = 0.56$	VII) $\frac{V-VII}{IV-V} = \frac{36^\circ}{70^\circ} = 0.51$
8) $\frac{6-8}{5-6} = \frac{43^\circ}{72^\circ} = 0.6$	VIII) $\frac{VI-VIII}{V-VI} = \frac{43^\circ}{72^\circ} = 0.6$
9) $\frac{7-9}{7-VI} = \frac{45^\circ}{70^\circ} = 0.64$	IX) $\frac{VII-IX}{VII-6} = \frac{47^\circ}{71^\circ} = 0.66$
10) $\frac{8-10}{7-8} = \frac{44^\circ}{68^\circ} = 0.65$	X) $\frac{VIII-X}{VII-VIII} = \frac{43^\circ}{66^\circ} = 0.65$
11) $\frac{8-11}{6-8} = \frac{25^\circ}{43^\circ} = 0.58$	XI) $\frac{VIII-XI}{VI-VIII} = \frac{26^\circ}{42^\circ} = 0.62$
Durchschnitt = 0.61	Durchschnitt = 0.61

ist je nach den Reihen verschieden, das Winkelverhältnis zwischen den bereits vorhandenen Organen ist aber immer χ.

Ähnliche Organstellung auf den sektoralen Kreisbogen wurde auch bei der Tierwelt, beispielweise bei den Tentakelbildungen von *Gonionemus* beobachtet. Bei der genannten Medusa entstehen zuerst vier Tentakeln

in gekreuzten Stellen auf dem Schirm gegeneinander. Bei diesen durch Tentakeln abgeteilten vier Sektoren ist die weitere Tentakelbildung entwicklungsmechanisch ganz selbständig, verläuft jedoch immer nach χ nebeneinander (KINOSHITA '16).

VI. Belagstellungen der Samenanlagen an den Plazenten

Es gibt schon einige Mitteilungen über die Samenanlagestellungen an der Plazenta und es ist auch schon bekannt, dass die Samenanlagen an der freien Zentralplazenta von Primulaceen spiralig angeordnet sind.

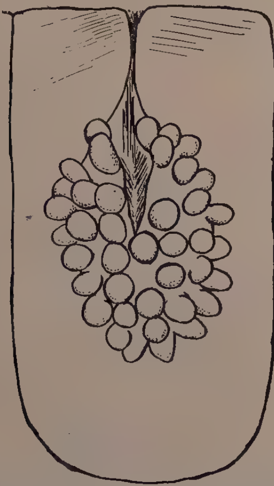
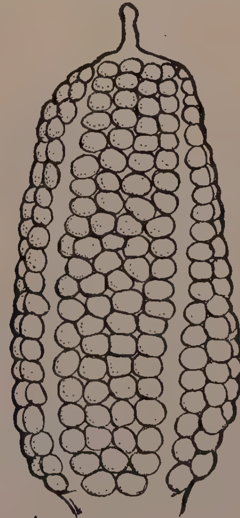


Fig. 42. Samenanlagestellung an der Plazenta von *Platycodon grandiflorum* von der Seite. ×40



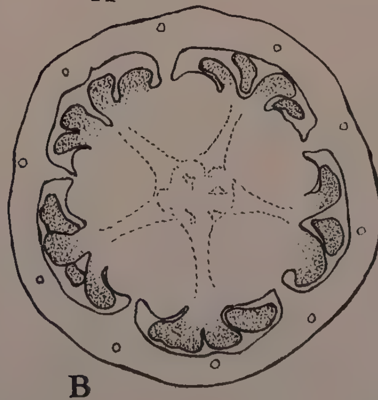


Fig. 43. A Samenanlagestellung bei der zentralwinkelständigen Plazenta von *Lychnis dioica*. B Querschnitt der Fruchtknoten. A ×15, B ×25

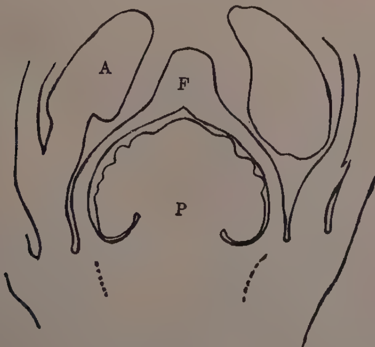


Fig. 44. *Primula maracoides*. Längsschnitt der freien Zentralplazenta. Die Samenanlagen entstehen in basipetaler Reihenfolge. A Anthere, F Fruchtknoten, P Plazenta. ×50

Nach BRAUN (1860) finden sich die Samenanlagen an der freien Zentralplazenta von *Anagallis arvensis* in 2/8-, 2/9-, 2/10-, 2/11-, 2/12-, 2/13- und 2/14- Stellungen und nach ROHRBACH zeigen diejenigen bei *Primula chinensis* in 2/28-, 2/29-, 2/31-, 2/33- und 2/37-Stellungen.

Ich habe auch an der Belagstellung der Samenanlage von verschiedenen Pflanzen Beobachtungen angestellt. Bei *Platycodon grandiflorum* A.DC. mit aus 5 Karpellen bestehenden zentralwinkelständigen Plazenten ist die Verwachsung der Ränder der Fruchtblätter am oberen Teile der Pflanzen unvollkommen, deshalb sind die Samenanlagen, wie Fig. 42 zeigt, an beiden Rändern zwei- oder dreizeilig angeordnet, und, trotzdem die Ränder der Karpellen nach unten miteinander vollkommen verwachsen sind, zeigen die Samenanlagen nicht besonders regelmässige Stellungen. Bei der zentralwinkelständigen Plazenta von *Lychnis dioica*

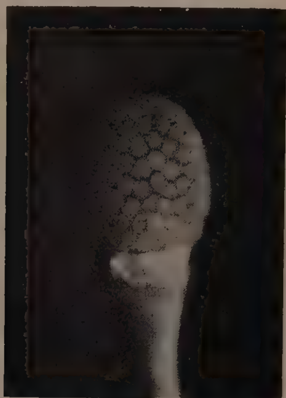


Fig. 45. *Primula japonica.* Die Samenstellung ist ziemlich unregelmässig. ×5



Fig. 46. *Lysimachia Fortunei.* Samenanlagestellung mit konjugierten Parastichen 7:8. ×30

L. zeigt die Samenanlagestellung gewöhnlich 4-zeilige Superposition, die zuweilen mehr oder weniger regellos wird. Da sich aber bei ausgewachsenen Fruchtknoten die Scheidewände zwischen jedem Zimmer zerspalten, zeigen sie scheinbare Zentralplazenta. Fig. 43 A zeigt die aus den Fruchtknoten herausgenommenen Plazenten. Zwischen den Anlagezeilen bleiben die sterilen Streifen, die den Stellen der Scheidewände entsprechen, in Längsrichtung übrig. Im Laufe der weiteren Entwicklung vergrössern sich aber die Samenanlagen stärker als die dazwischen liegenden freien Plazentenoberflächen, sodass sich schliesslich die Samenanlagezeilen dicht berühren. Bei *Primula japonica* A. GRAY mit Zentralplazenta entstehen die Samenanlagen ein wenig unterhalb der Plazentaspitze in basipetaler Reihenfolge (Fig. 44). Ihre Stellung ist aber ganz unregelmässig (Fig. 45) und die konjugierten Parastichen sind nicht klar, wenngleich man stellenweise die Parastichen 20:21 oder 22:23

erkennen kann. Bei *Primula maracoides* ist dies auch der Fall. Bei *P. Sieboldie* zeigt die Stellung die konjugierten Parastichen 13:14 oder 14:15, ist aber meistens ganz regellos. Bei der Zentralplazenta von *Lysimachia* (Fig. 46), *Androsace* und *Cyclamen* entstehen die Samenanlagen in basipetaler Reihenfolge mit sterilem Scheitel der Plazentaachse. Die Stellungen sind spiralig mit verschiedenen konjugierten Parastichen (Tab. 10).

TABELLE 10. Die Zahl der konjugierten Parastichen an der freien Zentralplazenta der verschiedenen Pflanzen

Pflanzen	Parastichen							
	4:5	5:6	6:7	7:8	8:9	9:10	10:11	11:12
Lysimachia japonica THUNB.	1	1	13	7	2	—	—	—
L. clethroides DUBY.	3	11	3	—	—	—	—	—
L. Fortunei MAXIM.	—	1	8	11	2	—	—	—
Androsace saxifragaefolia BUNGE	—	—	—	—	—	2	1	4
Cyclamen europaeum L.	—	—	—	—	—	2	1	1

Die Stellungen sind aber unter Umständen nicht spiralig, sondern etwas wirtelig oder ganz regellos. Jedenfalls treten bei Primulaceen die verschiedenen Nebenreihen der ersten Reihensysteme auf der Zentralplazenta auf, und da die relative Organgrösse dieser Nebenreihen ganz ähnlich ist, so wird die relative Grösse mit kleiner Zu- oder Abnahme der Achsendicke so leicht verändert, dass diese einem steten Wechsel unterlegen ist.

Es ist selbstverständlich, dass bei dem aus einer Karpelle bestehenden Fruchtknoten die Samenanlagen in Längsrichtung entlang der Bauchnaht entstehen. Aber selbst bei den Fruchtknoten mit zentralwinkelständiger oder parietaler Plazenta entstehen die Samenanlagen an den verwachsenden Rändern der Karpelle längs der Nahtlinien. Wenn bei der freien Zentralplazenta von Primulaceen, die durch Erhebung der verwachsenden Sohlen der Blütenachse und der Fruchtblätter gebildet wird (VAN TIEGHEM 1869, HEINRICHER 1932, '33, SCHAEPPI '37), die regelmässigen Samenanlagestellungen auftreten, so können wir verstehen, dass die Stellung der Samenanlage entwicklungsmechanisch prädisponiert ist. Da ferner die Samenanlagen in zentrifugaler Reihenfolge entstehen, so wird ihre Entstehungsfolge basipetal erscheinen, ganz wie bei *Dionea,* bei welcher im Inneren des Fruchtknotens ein eingesenkter Blütenvegetationspunkt und eine ringförmige Anschwellung vorhanden ist, welche in zentrifugaler Reihenfolge Samenanlagen erzeugt (GOEBEL '35).

Ich habe auch ein Beispiel in Bezug auf Entstehung der freien Zentralplazenta von Primulaceen gefunden. Bei einer Plazenta von *Primula kisoana* MIQ. var. *shikokiana* MAKINO, deren Samenanlagen gewöhnlich

spiralig mit konjugierten Parastichen 10:11 stehen, kommt die Anlagebildung nicht auf der ganzen Oberfläche derselben, sondern in 5 Längszonen vor, indem zwischen den Zonen sterile Streifen, die nach dem Scheitel breiter werden, übrig bleiben (Fig. 47). Dies zeigt uns deutlich, dass die Plazenta hier aus 5 Karpellen gebildet worden ist, und dass die Plazenta in Bezug auf die Organbildung nicht ganz neutral ist, sondern, dass die phylogenetische Tendenz noch übriggeblieben ist.

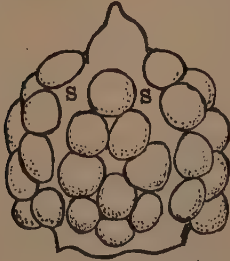


Fig. 47. Samenanlagestellung vnn *Primula kisoana* var. *shikokiana* mit fünf sterilen Zonen (s). ×30

Es ist auch beachtenswert, dass bei den Geschlechtsorganen, wie z.B. den Kolben von Araceen, den männlichen Blüten von *Pinus* und *Salix* (FUJITA '38) und den hier in Rede stehenden Samenanlagen von Primulaceen, weit höhere Nebenreihen vorkommen, während gewöhnlich bei den Vegetationssprossen die Schraubenstellungen nach der Hauptreihe oder den niedrigeren Nebenreihen der ersten Reihensysteme der Fall sind. Der Grund hierfür ist bis heute noch unklar.

VII. Verschiebung der Blütenstellungen im Laufe der Entwicklungen von *Monstera*-Kolben

Über die Frage, ob die Verschiebungen der seitlichen Organe durch ihren gegenseitigen Druck im Laufe der Entwicklung der Tragachse vorkommen können oder nicht, wurde bisher zwischen SCHWENDENER ('78, '99, 1900. '02), LEISERING ('02) einerseits und DE CANDOLLE ('81, '95), SCHUMANN ('99), JOST ('02) andererseits heftig gestritten.

SCHWENDENER stellte zuerst die Verschiebungstheorie auf und behauptete auf Grund des Modellversuches, dass auch bei Pflanzen die Verschiebungen der seitlichen Organe durch das gegenseitige Wachstum mit beträchtlicher Veränderung des Dachstuhlwinkels, der Divergenz und des Kontaktwechsels auftreten könnten. DE CANDOLLE, SCHUMANN und JOST bestritten aber durchaus diese Theorie und hielten an der Meinung fest, dass die Verschiebungen der Organe nur bei den freien Enden der Organe, nicht aber an deren Ansatzstellen auftreten. LEISERING untersuchte die Blütenstellungen bei einunddemselben *Helianthus*-Köpfchen in verschiedenen Entwicklungsstadien und berichtete die Verschiebung der Blütenorgane mit Veränderung des Dachstuhlwinkels, der Divergenz u.a.

Da auch ich diesbezügliche Untersuchungen beim Kolben von *Monstera deliciosa* ausgeführt hatte, so möchte ich hier darüber berichten.

1. Material und Methode

Als Versuchsobjekte wurden die im Gewächshaus des hiesigen Instituts kultivierten *Monstera*-Kolben (*M. deliciosa*) verwendet. Um die Verschiebungsprobleme der Organstellungen zu klären, wurden die verschiedenen Merkmale, wie z.B. Kolbenlänge, Umfangsgrösse, Zahl der konjugierten Parastichen, Dachstuhlwinkel, Organgrösse u.a., bei verschiedenen Entwicklungsstufen der Kolben untersucht und verglichen. Die Messung der Dachstuhlwinkel wurde hauptsächlich auf den mit dem Zeichenapparat von ABBE gezeichneten Abbildungen der gefärbten Mikrotomschnitte, teils aber bei grossen Kolben auf Photographien mit Hilfe des Gradbogens durchgeführt. Die Messung der Organgrösse und die des horizontalen (h) bzw. vertikalen (v) Abstandes zwischen zwei gegenständigen Organen des aus vier Organen bestehenden Viereckes der konjugierten Parastichen (Fig. 48) wurde bei jungen Kolben mit dem Okularmikrometer, bei grossen Kolben mit dem Masstab durchgeführt.

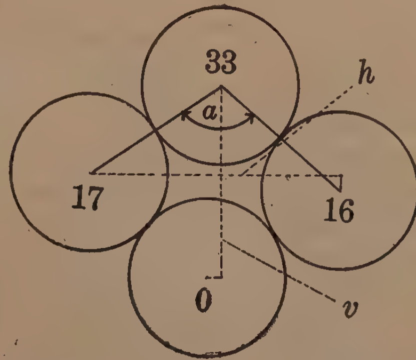


Fig. 48. Diagramm der Organstellung in Kontakt 16:17. *v* vertikaler Abstand, *h* horizontaler Abstand, *a* Dachstuhlwinkel.

2. Entstehungsweise der Blütenanlage

Die erste Anlage des Kolbens mitsamt den Hüllblättern entsteht Anfang Mai. Die Bildungsfläche des jungen Kolbens, auf der die Blütenanlagen in akropetaler Reihenfolge entstehen, ist etwa eiförmig. Bei dem sehr jungen, beinahe 1.5 mm langen Kolben ist die Anlagebildung bis zum mittleren Teil fortschritten, und Kolben, deren Anlagebildung entlang der ganzen Fläche noch kaum beendet ist, betragen etwa 4 mm an Länge.

Die Blütenanlage ist anfangs etwa ein elliptischer kleiner Höcker (Fig. 49 A). Die konjugierten Parastichen schneiden gegeneinander nicht rechtwinklig, sondern der Dachstuhlwinkel ist ungefähr 120°. Deshalb hat es den Anschein, als ob die Anlagen sich im dreizähligen Kontakt befinden, obwohl sich in der Längsrichtung ihre Kanten kaum berühren. Die Zahl der konjugierten Parastichen ist je nach dem Kolben verschieden, z.B. 14:15, 16:17, 17:18, 18:19, 16:16, 17:17 u.a. Zudem sind diese Zeilen über den ganzen Teil eines Kolbens nicht konstant. Bei der Zunahme der Parastichenzahlen setzen sich die hochzähligen Para-

stichen ungestört nach oben fort, während die niederzähligen Zeilen sich ein- oder zweimal verzweigen. Dabei ist, wie SCHWENDENER und KORIBA betont hatten, zu bemerken, dass die Verminderung der Organgrösse und der Steighöhe je nach den Zeilen verschieden ausfällt.

3. Scheinbare Veränderung der Stellung beim Streckungswachstum des Kolbens

Die Kolbenlänge, Umfangsgrösse, Dachstuhlwinkel, Organgrösse, der vertikale (v) und horizontale (h) Abstand zwischen zwei gegenständigen Organen (Fig. 48) u.a. bei verschiedenen Entwicklungsstufen der Kolben, von 2.5 mm bis zum ausgewachsenen Zustande, sind in Tabelle 11 zusammengestellt. Es handelt sich hier nur um Messungen am mittleren Teil der Kolben.(1)

TABELLE 11. Kolbenlänge, Umfangsgrösse, Dachstuhlwinkel, Organgrösse, vertikale (v) und horizontale (h) Abstände u.a. bei verschiedenen Entwicklungsstufen der *Monstera*-Kolben

Nr. d. Kolben	Fig. 49						
Zahl d. konjugierten Parastichen	A 17:18	B 17:18	C 18:19	D 15:18	16:18	16:17	18:18
Kolbenlänge (mm)	2.5	4.5	6.5	9	13	16	29
Umfangsgrösse (mm)	4.5	6	7.5	8.5	10	13	21
Dachstuhlwinkel	120.8°	107.3°	91.3°	76.1°	62.4°	55.9°	51.4°
Organgrösse (mm) in Längsrichtung (L)	0.117	0.23	0.36	0.51	0.69	1.02	1.61
Organgrösse (mm) in Querrichtung (B)	0.137	0.25	0.38	0.5	0.64	0.71	1.06
L/B	0.854	0.92	0.95	1.02	1.08	1.44	1.52
v (mm)	0.128	0.26	0.47	0.86	0.92	1.29	2.1
h (mm)	0.25	0.35	0.45	0.69	0.52	0.69	0.93
v/h	0.512	0.74	1.04	1.25	1.77	1.87	2.25
relative Organgrösse	0.0304	0.0416	0.0507	0.0588	0.064	0.0546	0.0448
Zahl d. konjugierten Parastichen	16:18	H 16:17	I 16:17	J 16:17	K 16:17	L 16:17	M 16:17
Kolbenlänge (mm)	38	44	48	66	97	115	220
Umfangsgrösse (mm)	22.5	25	25	38.5	61	71	126
Dachstuhlwinkel	46.9°	41.4°	36.7°	48°	47.5°	50.4°	50.1°
Organgrösse (mm) in Längsrichtung (L)	1.64	2.13	2.2	2.6	4	4.7	10.8
Organgrösse (mm) in Querrichtung (B)	1.18	1.27	1.5	2.1	3.6	4.5	8.0
L/B	1.39	1.68	1.47	1.24	1.1	1.04	1.35
v (mm)	2.57	3.14	3.4	4.6	6.8	7.7	16.4
h (mm)	1.11	1.09	1.1	2.1	3.6	4.3	7.5
v/h	2.31	2.88	3.1	2.2	1.9	1.8	2.2
relative Organgrösse	0.0524	0.0508	0.0592	0.0556	0.0587	0.063	0.0635

(1) Wegen Mangel an Versuchmaterial war der Vergleich an den Kolben mit verschiedenen Parastichenzahlen unumgänglich, dennoch waren die Veränderungsmodi klar zu erkennen.

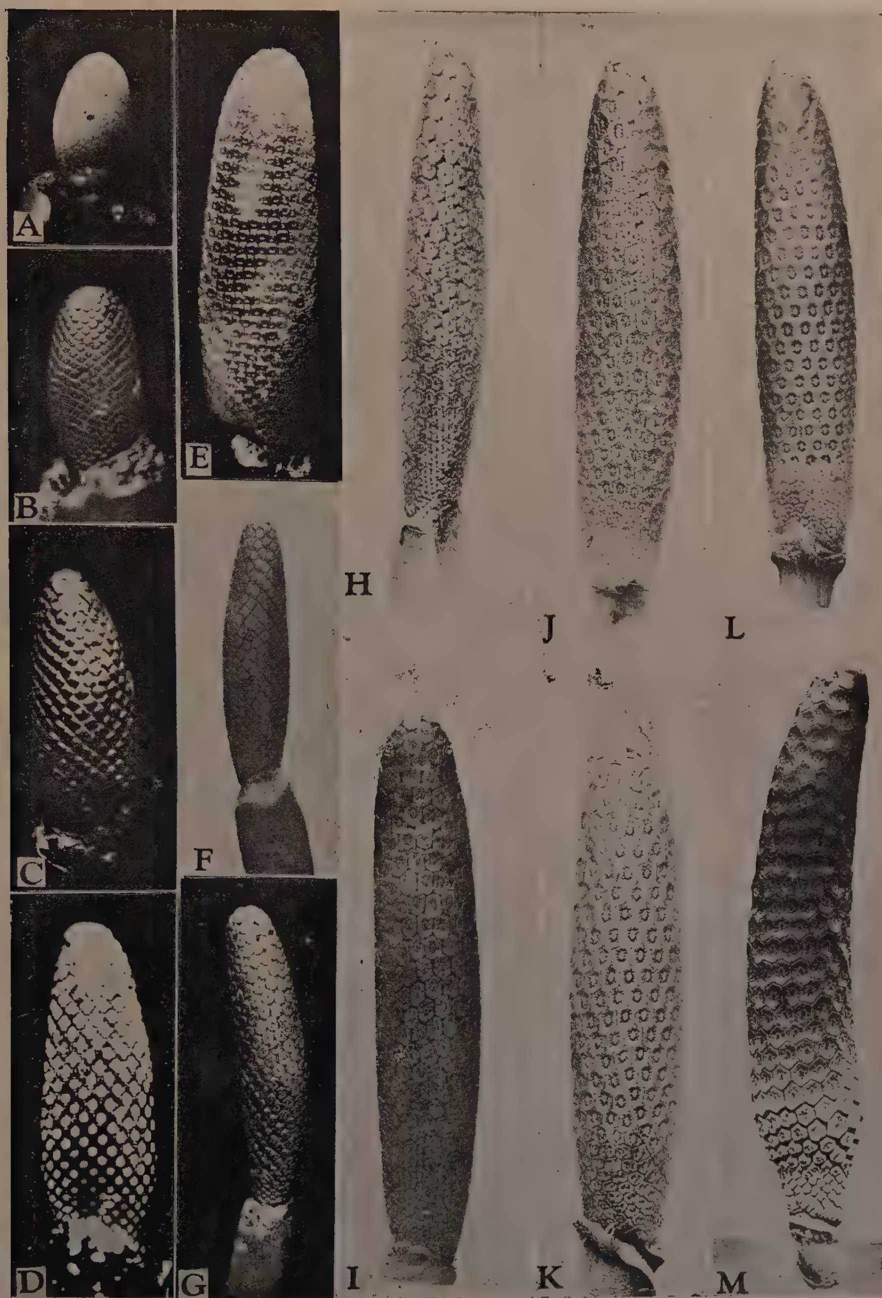


Fig. 49. *Monstera deliciosa.* Kolben in verschiedenen Entwicklungsstadien. A 2.5 mm, B 4.5 mm, C 6 5 mm, D 9 mm, E 13 mm, F 22 mm, G 26 mm, H 44 mm, I 48 mm, J 66 mm, K 97 mm, L 115 mm. M 220 mm. A ×7, B, C ×6, D ×5, E ×4, F, G, H, I ×1.5, J ×1, K ×4/5, L ×3/5, M ×2/5.

a. Veränderung des Dachstuhlwinkels

Im Laufe des Wachstums des Kolbens (Tab. 11 und Fig. 50) ist die Veränderung des Dachstuhlwinkels sehr deutlich, und zwar beträgt bei sehr jungen, etwa 2.5 mm langen Kolben der Winkel 120° (Fig. 49 A), bei einer Länge von 6.5 mm ist er ungefähr rechtwinklig (Fig. 49 C), bei 13 mm etwa 60° (Fig. 49 E), bei 44 mm sinkt er bis auf 41.4° (Fig. 49 H), bei 48 mm beträgt er nur noch 36.7° (Fig. 49 I), nimmt zuletzt aber wieder etwas zu.

Bei einunddemselben Kolben ist der Dachstuhlwinkel desto grösser, je niedriger die Stelle ist (Tab. 12).

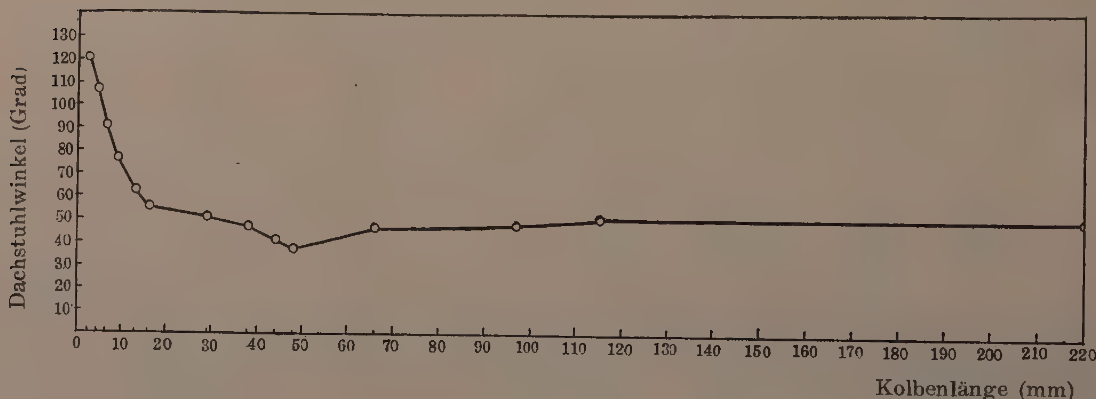


Fig. 50. Veränderungskurve des Dachstuhlwinkels bei dem Streckungswachstum der *Monstera*-Kolben.

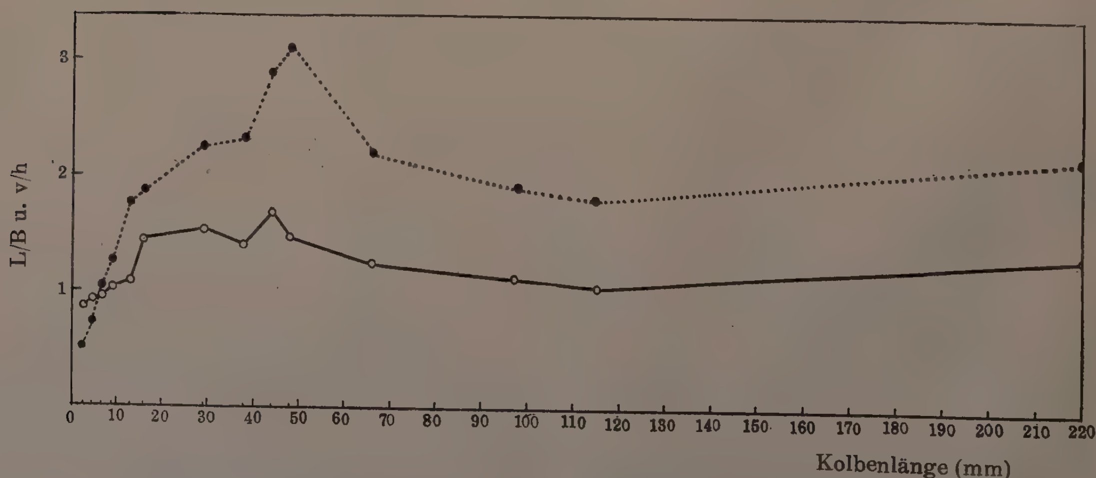


Fig. 51. Veränderungsverlauf des Verhältnisses der Organgrösse in Längs- und Querrichtung (L/B) und v/h bei dem Streckungswachstum der *Monstera*-Kolben. ○——○ L/B, ● - - - ● v/h

TABELLE 12. Der Dachstuhlwinkel an verschiedenen Stellen des Kolbens im Laufe des Wachstums

Stelle	Länge in mm			
	5	9	66	115
Oben	——	56°	41°	41.2°
Mitte	100.5°	73.4°	48°	50.4
Unten	119.5°	94.1°	77°	73.6

Diese Tatsache zeigt uns, dass das Längenwachstum des Kolbens die Dickenzunahme weit übertrifft. Dasselbe Verhältniss lässt sich auch aus einem Vergleich der Verhältnisse der Organgrösse in Längs- und Querrichtung, oder der vertikalen und horizontalen Abstände v/h erkennen (Fig. 51).

Dass bei einunddemselben Kolben das Streckungswachstum des oberen Teils schneller vor sich geht als das der unteren Teile, können wir aus der Veränderung des Dachstuhlwinkels und der Organgrösse bei verschiedenen Entwicklungsstufen der Kolben erkennen (Tab. 13).

TABELLE 13. Die Organgrösse (mm) an den oberen, mittleren und unteren Stellen bei verschiedenen Kolben(1)

Stelle	Kolbenlänge in mm												
	5	9	14	18	26	41	48	66	88	115	134	184	220
Oben ...	0.29	0.56	0.79	1.00	1.4	2.3	2.6	3.4	4.5	5.5	6.6	8.5	10.3
Mitte ...	0.26	0.54	0.67	0.96	1.3	1.9	2.2	2.6	3.7	4.7	5.7	7.2	10.8
Unten ..	0.12	0.33	0.43	0.6	0.64	0.9	1.1	1.4	2.0	2.5	2.8	3.5	3.7

Wie Fig. 52 und Tab. 13 zeigen, sind die Blütenanlagen desto grösser, je höher sie gestellt sind. Bei jungen Kolben sind die Organe, zumal die der mittleren und oberen Teile ungefähr gleich gross, im Laufe der Kolbenentwicklung wird aber der Unterschied zwischen den unteren und mittleren Teilen immer mehr ausgeprägt als zwischen den mittleren und oberen Teilen. Jedenfalls steht der untere Teil des Kolbens in der Entwicklung weit zurück.

b. Veränderung der Organgrösse in Längs- und Querrichtung

Die Blütenanlage ist ganz im Anfang querelliptisch (Fig. 49 A, B), im Laufe des Streckungswachstums des Kolbens nimmt sie aber allmählich an Länge zu und bei etwa 9 mm langem Kolben sind Länge und Breite fast gleich (Fig. 49 D), die Längenzunahme setzt aber immer

(1) Hier ist die Organgrösse in Längsrichtung gemessen, weil die Breite im Laufe des Wachstums durch den gegenseitigen Druck mehr oder minder verändert wird.

weiter fort. Da nun die Verdickung der Organe stärker als die des Kolbens ist, so drängen die Blütenanlagen sich dicht aneinander, sodass ihr äusserer Umriss meist sechseckig wird (Fig. 49 G, H, I, J, K, L, M). Das Verhältnis der Länge zur Breite L/B ist bei 44 mm langen Kolben am grössten, nimmt dann allmählich ab, um bei ausgewachsenen Kolben

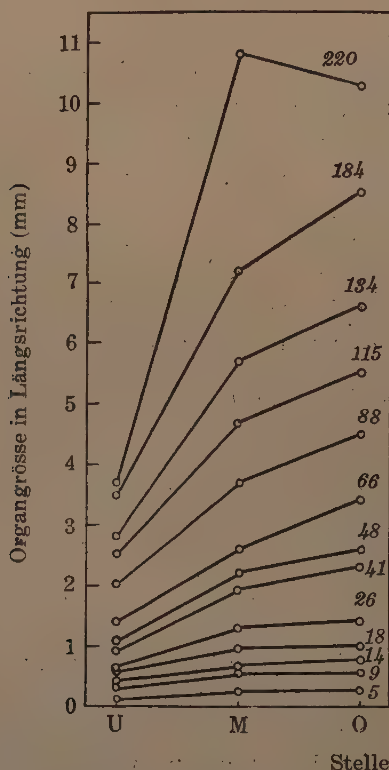


Fig. 52. Ein Vergleich der Organgrösse (in Längsrichtung) an den oberen, mittleren und unteren Teilen verschieden langer Kolben. Die rechtsstehenden Zahlen beziehen sich auf die Länge der Kolben.

aber wieder zuzunehmen. Das Verhältnis v/h zeigt auch ähnliche Veränderungen (Fig. 51, 53). Diese Tatsache beweist uns, dass die Verdickung des Kolbens von ungefähr 50 mm Länge an stärker zu werden beginnt.

Die relative Grösse des Vegetationsscheitels mit Bezug auf die Organanlage im Laufe des Kolbenwachstums lässt sich nicht genau vergleichen, weil die Parastichenzahl je nach den Kolben verschieden ist.

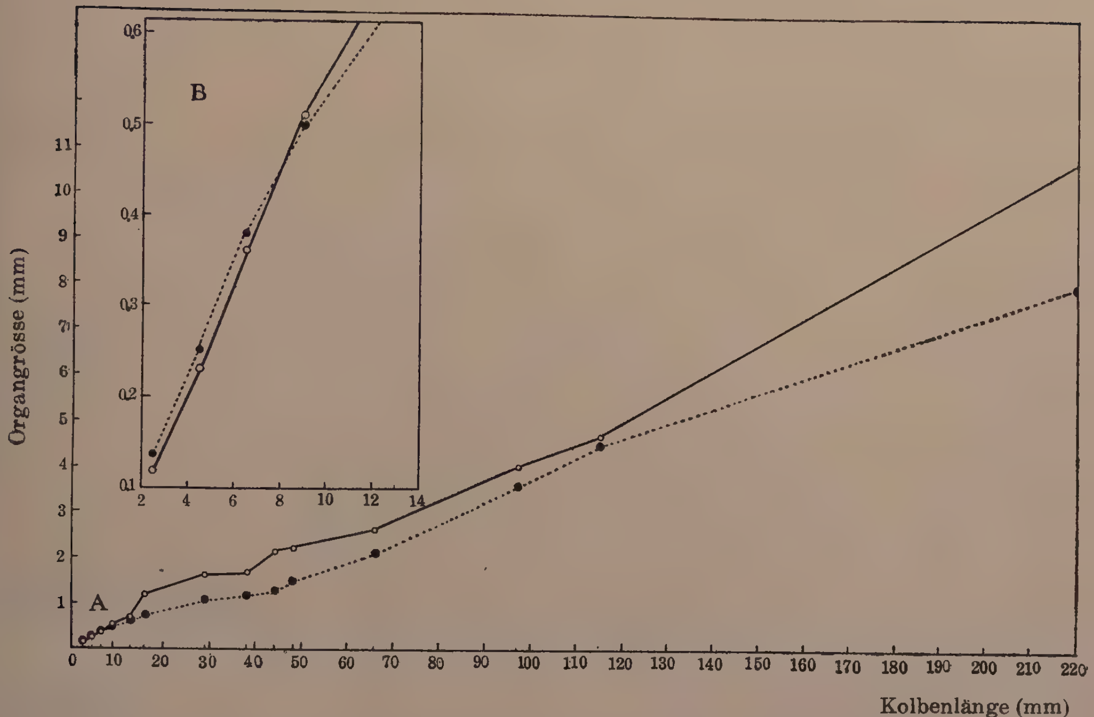


Fig. 53. Veränderungskurve der Organgrösse beim Verlaufe des Streckungswachstums der *Monstera*-Kolben. ○——○ Organgrösse in Längsrichtung, ●- - -● Organgrösse in Querrichtung. B ausführliche Darstellung des A-Teils.

c. Kontaktwechsel

Da der Dachstuhlwinkel des sehr jungen Kolbens ungefähr 120° beträgt, so scheinen die Anlagen zuerst in etwa dreizähligem Kontakt gebildet worden zu sein; genauer betrachtet, ist dies aber nicht der Fall, weil z.B. bei jungen Kolben mit konjugierten Parastichen 16:17 das Organ Nr. 0 ungefähr im Kontakt einerseits mit Organ 16, andererseits mit Organ 17 ist, während an der Längszeile kaum Kontakt mit Organ 33 besteht. Im Laufe des Streckungswachstums wird mithin der Abstand zwischen den Organen 0 und 33 immer grösser, und die Organe 16 und 17, die anfangs voneinander entfernt waren, kommen sich dagegen immer näher, sodass schliesslich der dreizählige Kontakt 1:16:17 auftritt (Fig. 49 G). Da bei den meisten Kolben die Zahlen der konjugierten Parastichen 16:17, 17:18, 18:19 u.a. betragen, so kommt dieser quergerichtete sekundäre Kontakt durch seitliche Berührung der auf der Grundspirale nebeneinander stehenden Genossen vor. Dieser Kontakt bleibt, selbst bei ausgewachsenem Kolben immer mit meist sechseckigem Organumriss erhalten (Fig. 49, H, I, J, K, L, M). Natürlich tritt dieser Kontakt-

wechsel nur an der freien Oberfläche der Organe auf, nicht aber an der Ansatzstelle, wie SCHUMANN und JOST dieses bei Blütenköpfchen von



Fig. 54. *Monstera deliciosa.* Tangentialer Schnitt der Blütenknospen (A) und der Blütenansatzstelle (B) des 17 mm langen Kolbens. Bei A sind die Organe 59 und 60, 26 und 27 scheinbar in Kontakt, an der Ansatzstelle ist aber die freie Achsenoberfläche zu sehen, ohne wirklichen Kontakt. A, B ×20

Helianthus annuus und Koniferen-Zapfen mehrfach betont hatten (Fig. 54 A). Bei *Monstera*-Kolben gibt es zwischen den Ansatzflächen einzelner Knospen auch freie Achsenoberflächen (Fig. 54 B).



Fig. 55, *Monstera*-Kolben mit konjugierten Parastichen 16:17. Zur Bestimmung der Divergenz wurden die Vertikallinien gezogen. ×7

d. Die Änderung der Divergenz

Auch das ist von Bedeutung, ob die Divergenz im Laufe des Streckungswachstums des Kolbens bei der Veränderung des Dachstuhlwinkels, der Organgrösse und des Kontaktwechsels irgendeine Veränderung erfährt oder nicht. Bei dem Kolben Fig. 55, welcher mit konjugierten Parastichen 16:17 eben 5 mm lang war, ist der Dachstuhlwinkel am unteren Teile ungefähr 120°, am mittleren ungefähr 90°. Wenn man nun eine Vertikallinie durch ein Organ am unteren Teile des Kolbens zieht, so kommt kein Organ auf der Orthostiche zu liegen. Am mittleren Teile des Kolbens mit Dachstuhlwinkel 90°,

liegen aber die Organe der 33er Zeilen fast vertikal. Die 33er Zeilen sind am unteren Teile etwas rechtsläufig, an den mittleren und oberen Teilen laufen sie des beträchtlichen Streckungswachstums wegen fast in Orthostichen. Deshalb ist die Divergenz 2/33. Da am unteren Teile des Kolbens mit Dachstuhlwinkel 120° kein Organ auf einer Orthostiche liegt, können wir die Divergenz nicht bestimmen. In theoretischer Hinsicht ist aber die Divergenz wie folgt (FUJITA '37):

$$\frac{1}{16+x}\,360° = \frac{360°}{16.62} = 21.66°$$

Am mittleren Teile ist jedoch die Divergenz wie folgt:

$$360° \times \frac{2}{33} = \frac{720°}{33} = 21.82°$$

Die Differenz beider Divergenzen ist mithin:

$$21.82° - 21.66° = 0.16° = 9'36'',$$

das heisst also, verschwindend klein.

Auch im Laufe des Streckungswachstums des Kolbens zeigt die Divergenz einige, wenn auch nur sehr geringe, Veränderungen, wie beim Dachstuhlwinkel, etc. Bei dem Kolben mit dreizähligen Organstellungen mit Dachstuhlwinkel von 60° oder weniger ist die Divergenz bei 16:17 Zeilen immer 2/33.

Nach SCHWENDENER sollte beim Längen- und Dickenwachstum der Koniferen-Zapfen, *Helianthus*-Köpfchen u.a. eine deutliche Verschiebung der seitlichen Organe durch ihren gegenseitigen Druck auftreten, nämlich die auffallende Veränderung des Dachstuhlwinkels und der Divergenz mit dem Organkontaktwechsel. LEISERING ('02) wies auch beim Dickenwachstum der *Helianthus*-Köpfchen Veränderung der Divergenz, der relativen Grösse und des Dachstuhlwinkels mit dem Kontaktwechsel nach. Bei *Monstera*-Kolben ist die Veränderung des Dachstuhlwinkels, wie schon dargestellt, ganz deutlich, die Veränderung der Divergenz aber nicht auffallend wie SCHWENDENER behauptet. Der Kontaktwechsel ist scheinbar sehr deutlich, jedoch nur am freien Ende, nicht aber an der Ansatzstelle, wie SCHUMANN und JOST schon bei Zapfen von *Picea*, *Pinus* und *Abies* und bei Blütenköpfchen von *Helianthus* deutlich bewiesen.

VIII. Diskussion

Die Entwicklungsmechanik der regelmässigen Organstellungen, die bisher von vielen Forschern in verschiedener Hinsicht untersucht worden ist, lässt sich in zwei Kategorien einteilen. Die erste ist die sog. mecha-

nische Theorie, die von SCHWENDENER, ITERSON u.a. vertreten wird. Nach dieser Theorie sollten die neuen Organe am Vegetationsscheitel immer im Raum zwischen zwei unteren bereits vorhandenen Genossen im rechtwinkligen Kontakt entstehen und die Stellungen mit verschiedenen konjugierten Parastichen durch verschiedene relative Organgrössen zustandekommen. Die andere ist die Limitdivergenztheorie, welche HIRMER und seine Schüler seit 1922 behaupten. Die neuen Organe entstehen nämlich am Vegetationsscheitel entlang der Grundspirale mit sog. Limitdivergenz nacheinander. HIRMER nimmt auch an, dass bei den Schraubenstellungen die entwicklungsmechanischen Faktoren mehr innerlich, und zwar die Grundspirale und Divergenz das Primäre sind.

Wir haben aber schon bei einigen Köpfchen von *Calendula officinalis* var. *subspathulata*, *Helianthus annuus*, *Chrysanthemum nipponicum* gesehen, dass die Blütenanlagen nicht entlang der Grundspirale nacheinander entstehen, sondern je nach der Seite in unregelmässiger Anordnung zustandekommen. Diese Tatsache beweist zweifelsohne, dass die Grundspirale, wie schon SCHWENDENER, ITERSON u.a. sagten, nicht das Primäre, sondern von sekundärer idealer Natur ist, weshalb die Limitdivergenz auch nicht das Primäre sein kann, sondern das Endresultat einer gewissen Entwicklungsmechanik. Daher ist die Theorie von HIRMER entwicklungsmechanisch nicht richtig, wenngleich es unbestrittene Tatsache ist, dass sich die Organe längs der Grundspirale mit der Limitdivergenz, freilich mit gewissen Schwankungen, anordnen.

Die Laubmoose, abgesehen von wenigen Ausnahmen (z.B. *Fissidens*, *Distichium capillaceum* u.a.), haben eine inversdreiseitige pyramidale Scheitelzelle, die die Segmente parallel zu den Seitenflächen derselben abschneidet. Die Segmente sind spiralig mit 1/3 Divergenz angeordnet, und jedes Segment erzeugt gewöhnlich ohne Ausnahme ein Blatt, deshalb ordnen sich die Blätter auf einer Schraubenlinie (d.h. Grundspirale) mit Divergenz von 120° an (*Fontinalis*). Bei den meisten Moosen, wie *Catharinea undulata*, *Thuidium abietinum*, *Rhodobryum roseum*, *Dawsonia superba*, verläuft jedoch die Segmentierung parallel zur Seitenfläche der Scheitelzelle, im Laufe der weiteren Entwicklung bildet sich aber die Teilungswand nicht parallel zur Seitenfläche, sondern greift in anodischer Richtung vor. Durch diese Scheiteltorsion ordnen sich die Blätter nicht nach 1/3 Divergenz, sondern annähernd nach der Divergenz der Hauptreihe, z.B. *Rhodobryum roseum* annähernd nach 3/8 und 5/13 (MERL '17). *Equisetum*-Arten haben auch die pyramidale Scheitelzelle, die die Segmente parallel zu den Seitenflächen abschneidet, aber die Blattanordnung ist wirtelig. Die Segmentierungsweise der Scheitelzelle und die Blattanordnung stimmen nämlich nicht überein (SCHWENDENER 1885). Bei den Pteridophyten sind die Blattstellungen verschiedenartig, wie z.B. Wirtel, Schraubenstellung, dorsiventrale Distichie u.a. Aber die Blatt-

stellungen und die Segmentierungsweise der Scheitel- oder Initialzelle sind voneinander unabhängig. Daraus ist zu ersehen, dass bei den Blattstellungen der Moose die Grundspirale entwicklungsmechanisch das Primäre ist, was bei Farn- und Samenpflanzen jedoch nicht der Fall ist.

Der Verfasser veröffentlichte bereits ('39) eine theoretische Betrachtung über die Entstehungsorte der Organe bei den regelmässigen Schraubenstellungen, d.h. bei der Hauptreihe entstehen die neuen Organe an der Stelle nach χ, und zwar näher zum alten Organ unter zwei bereits vorhandenen, falls die relative Organgrösse dieselbe bleibt. Derartige Verhältnisse gelten nicht nur für die Hauptreihe, sondern auch für andere Nebenreihen. Da bei den regelmässigen Schraubenstellungen das neue Organ stets an der genannten Lage zwischen zwei bereits gebildeten entsteht, und da ferner diese Bildungsweise, sofern die relative Organgrösse unverändert bleibt, bei jeder Seite selbständig ist, so müsste, soweit die Entwicklungsfolge allseitig regelmässig ist, auch die Organstellung immer regelmässig sein. Nach ITERSON sollte das neue Organ am Vegetationskegel in dem Raum zwischen zwei bereits vorhandenen in rechtwinkligem Kontakt miteiander entstehen und zwar je nach der Seite der Mutterachse selbständig auftreten, sodass in fertigem Zustande die Grundspirale und Divergenz nur sekundär zum Ausdruck kommen. Es ist aber fraglich, ob hierbei der rechtwinklige Kontakt wirklich wahrnehmbar ist oder nicht. Jedoch bei *Monstera*-Kolben ist ganz zu Anfang der Entstehung der Dachstuhlwinkel von 120° sehr deutlich.

Wenn man also bei der Raumanschlusstheorie anstatt des rechtwinkligen Kontaktes das Gesetz von χ einführt, so bleibt die mechanische Theorie von ITERSON noch immer gültig, wenngleich die inneren baumechanischen Vorgänge auch heute noch kaum erklärbar sind.

Nach den Messungsdaten ist natürlich das Winkelverhältnis des neuen Organs mit den zwei unteren nicht immer der Regel entsprechend, und zuweilen sind die Abweichungen ziemlich gross. Die Ursachen hierfür sind ausser in inneren Bedingungen noch in äusseren, mechanischen Vorgängen zu suchen.

Da die Tendenz des Raumanschlusses unstreitbar ist, so wird der Entwicklungsort des neuen Organs durch die Organgrösse und die Raumverhältnisse negativ beeinflusst, wie wir dies nicht selten bei verschiedenen Pflanzen, z.B. bei den Scheinwirtelbildungen von *Adenophora verticillata* var. *typcia, Veronica virginica* var. *japonica* und Blütenstellung der *Helianthus*-Köpfchen gesehen hatten. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht die experimentellen Untersuchungen von M. und R. SNOW. Durch mechanische Operation ('31, '33) oder durch Anwendung der Wuchsstoffpaste ('37) am Vegetationspunkt von *Lupinus alubus* und *Epilobium hirsutum* konnten diese Autoren zeigen, dass der Entstehungsort der neuen Anlage unmittelbar durch das Raumverhältnis beeinflusst wird.

Besonders ist es von Interesse, dass die durch Medianschnitt entstandenen Hälften des Vegetationspunktes von *Epilobium* mit dekussierter Blattstellung sich später in je einen Vegetationspunkt mit Schraubenstellung verwandelt hatten. Bei diesem Stellungswechsel spielen die Raumverhältnisse die Hauptrolle ('35). Nach SNOW sollte auch das Organbildungszentrum nicht unabhängig von der Raumgrösse zwischen zwei unteren Organen entstehen, oder eben dort, wo der den ganzen Teil eines Organs einlegbare Raum vorhanden ist ('33, p. 360).

Da das Organ die Tendenz hat, mit einer gewissen Grösse stets an der tiefsten Stelle der Bildungszone im Anschluss angelegt zu werden, so wird der Entwicklungsort durch den unteren Raum und die Organgrösse beeinflusst, weshalb die Bildungszentren nicht selten von der Limitdivergenz abweichen. Da ferner das Organ nicht selten ohne Anschluss entsteht, könnte die Entstehung des Bildungszentrums auch innerlich dirigiert werden. Aus den Tatsachen, dass bei den Blütenköpfchen von *Calendula officinalis* var. *subspathulata* und *Helianthus annuus* die Blütenstellungen nicht selten unregelmässig sind, kann man auch verstehen, dass die Faktoren der Organbildung und die der Stellung bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängig sein müssen. Ebenso auch die Organgrösse, weil die Anlage, sei die Stellung regel- oder unregelmässig, keinen besonderen Unterschied aufweist.

Bei den Keimpflanzen von Dikotylen entstehen die Kotyledonen selbständig, d.h. zwei- oder drei-wirtelig. Und zwar wird der Entstehungsort der Kotyledonen innerlich bestimmt ohne Beeinflussung durch die unteren Genossen. Wenngleich bei einigen Pflanzen die dekussierte Stellung für immer beibehalten wird (Labiatae u.a.), so verlieren doch die meisten Pflanzen früher oder später diese wirtelige Tendenz. Bei den Übergangsstadien von den dekussierten Stellungen tritt vorübergehende Orthodistichie auf. Warum die dekussierte Stellung gestört wird, ist aber heute noch nicht zu erklären. Diese Orthodistichie entsteht nur durch zeitliche Differenz der Entwicklung zwischen den gegenständigen Organen, weil die Divergenz wie bei der dekussierten Stellung 180° ist.

Die Keimpflanzen unterscheiden entweder den *Vicia*-Typus oder den *Phaseolus*-Typus, je nachdem die Orthodistichie unmittelbar den dekussierten Kotyledonen oder dem Primärblattwirtel folgt (TROLL '35, HACCIUS '39). Einige Pflanzen weisen für immer die Distichie auf, aber meistens geht die Stellung früher oder später zur schraubigen über. Die Störung der Orthodistichie erfolgt nicht nur durch innere Ursachen, sondern auch durch mechanische Raumverhältnisse, wie bei den Keimpflanzen von *Chrysanthemum coccineum*, bei denen die Entstehungszeit der Anlage und die Achselknospengrösse die Hauptrolle spielen. Neuerdings haben TROLL ('35) und HACCIUS ('39) betont, dass bei den Keimlingen von Dikotylen als Übergangsform zwischen dekussierter und zerstreuter Stellung zuerst

die Orthodistichie, dann Spirodistichie vorkommen. Die Spirodistichie bei Dokotylen ist nur ein einstweiliger Zwischentypus der Orthodistichie und der regelmässigen Schraubenstellungen, bei Monokotylen aber ist sie infolge Nichtvorhandensein der regelmässigen Regulierung der Blattstellung für immer unregelmässig, obwohl sie bei ihrer Infloreszenz zuweilen regelmässig wird.

Wie oben dargestellt, geht bei den Dikotylen-Keimlingen die Spirodistichie mit unregelmässigen Divergenzen allmählich zu Schraubenstellungen mit bestimmter Limitdivergenz über. Diese Regulierung ist aber, solange die Tendenz des Raumanschlusses vorhanden ist, nur durch Regulierung der relativen Organgrösse verwirklicht. Nach SNOW ('33) soll die durch mechanische Operation hervortretende abnorme Blattstellung später allmählich zur normalen regelmässigen Stellung übergehen, wobei die Regulierung der relativen Organgrösse die Hauptrolle spielt. SCHWENDENER ('78) und KORIBA ('14) beobachteten beim Wechsel der konjugierten Parastichen die Veränderung der relativen Organgrösse, deren Grad je nach den Parastichen verschieden ausfiel. Was ist die grundlegende Ursache, die diese selektive Veränderung und Regulierung der relativen Organgrösse veranlasst?

Die Veränderung der relativen Organgrösse kann natürlich entweder durch diejenige des Umfangs des Vegetationsscheitels oder diejenige der wirklichen Organgrösse erreicht werden. Unter diesen zwei Variablen ist, im Vergleich zur Grösse der Organanlage, die gewöhnlich je nach den Organarten im grossen ganzen bestimmt ist, die Grösse des Vegetationsscheitels je nach dem Ernährungszustand ziemlich schwankend. Da aber die Veränderung der Grösse des Vegetationsscheitels, obgleich sie je nach dem Ernährungszustand sehr variabel ist, ein sehr komplizierter Vorgang der Scheitelgewebe ist, so ist kaum anzunehmen, dass derselbe bei einer Störung der Organanordnung korrelativ zu- oder abnimmt (KORIBA '14). Bei der Regulierung der relativen Grösse in gestörter Organstellung ist daher die Veränderung der wirklichen Organgrösse selber massgebend. Mit der geeigneten Regulierung der Organgrösse verändert sich auch die Divergenz allmählich, solange die Raumanschlusstendenz vorhanden ist, um eine regelmässige Stellung wiederherzustellen. Vielleicht wird der Entstehungsort des Bildungszentrums durch physiologische Wirkung innerhalb des Vegetationspunktes so dirigiert, dass die entwicklungsmechanisch stabilste Balance erhalten wird. Die äussere sichtbare Form ist jedenfalls nur ein sekundärer, sichtbarer Ausdruck der inneren unsichtbaren physiologischen Bildungswirkung, daher dürfen wir aus den regelmässigen Organstellungen auch auf die unsichtbaren regelmässigen Stellungen des Entwicklungsfeldes schliessen.

Bei dem Übergang der einen Art der Organe in eine andere, ungleich-

namige, wie Blätter→Blüten, weisen z.B. Ranunculaceen und Magnoliaceen eine gleiche Stellung auf, bei anderen Pflanzen sind aber die Stellungen der Blütenorgane im Gegensatz zum Laubspross wirtelig. Obwohl bei diesem Übergang die Veränderung der relativen Organgrösse morphologisch eine Rolle spielt, ist die Veränderung selbst eine innerliche. Bei einigen Organstellungen ist diese innere Tendenz massgebend (Infloreszenz von *Vicia, Poa, Zea* u.a.).

JOHNSON ('33) hat mitgeteilt, dass unter dem Einfluss der X-Strahlen die neuentstehenden Sprossen von *Atriplex hortensis*, die gewöhnlich dekussierte Blätter tragen, verbändern oder sehr abweichende Blattstellungen aufweisen. Aus dieser Angabe können wir ersehen, dass diese abweichenden Stellungen durch Störung des inneren Organbildungsmechanismus entstanden sind, was klar zeigt, wie wichtig die inneren Bedingungen bei den regelmässigen Organstellungen sind.

Da aber auch verschiedene Blattstellungen durch künstliche Beeinflussung entstehen können, so scheint es, dass die Organstellungen nur durch Raumverhältnisse mechanisch bestimmt werden können (SNOW '33, '34). Da aber die einmal entstandenen unregelmässigen Stellungen allmählich zu regelmässigen übergehen (SNOW '33), so ist die Wirkung der inneren Beschaffenheiten am Vegetationsscheitel auch massgebend. Die verschiedene Regulierung der relativen Organgrösse ist nur ein äusserer, sichtbarer Ausdruck dieser inneren Tendenzen. Nach BILHUBER ('33) ist bei einer *Opuntia*-Art mit sehr abgeplattenen Sprossen die Blattstellung nicht unregelmässig wie bei gewöhnlichen verbänderten Pflanzen, sondern regelmässig. Vielleicht ist bei der allmählichen Veränderung der Form des Vegetationspunktes die ursprüngliche χ-Tendenz noch beibehalten.

Bei der freien Zentralplazenta von einigen Primulaceen stehen die Samenanlagen spiralig mit konjugierten Parastichen von höheren Nebenreihen. Bei der Entstehung der Samenanlagen sind also die χ-Tendenz, die relative Organgrösse und die Raumanschlusstendenz noch vorhanden. Die basipetale Anlagebildung ist hier auch ohne Frage innerlich. Bei der zentralwinkelständigen Plazenta sind sie entweder regellos angeordnet (*Platycodon*) oder superponiert (*Lychnis*). Im letzteren Falle ist also die innere Tendenz noch beibehalten.

Jedenfalls sind bei den regelmässigen schraubigen Organstellungen der Raumanschluss, die Bildungstendenz nach der χ-Proportion, und die relative Organgrösse die Hauptfaktoren, obwohl diese durch Abweichung der Organgrösse sowie der Raumverhältnisse sekundär modifiziert werden können.

IX. Zusammenfassung

1. Scheinwirtel

Es gibt in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht verschiedene Scheinwirtel. Bei *Gardenia florida* var. *radicans* z.B. entstehen die dreigliedrigen

Scheinwirtel durch tiefe Spaltung einer der dekussierten Blattanlagen in den früheren Entwicklungsstadien.

Galium verum var. *lacteum* und *G. Aparine* zeigen Scheinwirtel, indem sie Nebenblätter den Hauptblättern ähnlich ausbilden. Bei *G. verum* var. *lacteum* wird ein Ringwall unterhalb des Vegetationsscheitel emporgehoben, ehe die Blattanlage entsteht. Auf den gegenständigen Stellen des Ringwalls heben sich zwei Hauptblattanlagen sukzessiv empor und dann kommt je ein Paar Nebenblätter am Grund der Hauptblattanlage zur Entstehung. Da sich nachher die Nebenblätter in zwei oder mehr Teilchen zerspalten, schwankt die Zahl der Blätter jedes Knotens ziemlich. Bei *G. Aparine* entstehen aber von vornherein mehr als vier Nebenblätter zwischen den Hauptblättern. Die Hauptblätter mit geförderten Achselknospen liegen gewöhnlich in rechts- oder linksläufigen Schraubenlinien, deren Häufigkeiten ungefähr gleich sind.

Bei *Hydrilla verticillata* var. *Roxburghii*, *Empetrum nigrum*, *Rhodobryum giganteum* kommen die Scheinwirtel durch rhythmische Hemmung des Internodienwachstums der aufeinanderfolgenden Knoten vor, wobei die Veränderung der Divergenz nicht beobachtet wird. Der durch einfache Stauchung der Internodien entstehende Scheinwirtel von *Platycodon grandiflorum* geht später allmählich in den echten Wirtel mit äquidistantialer Divergenz über.

Aus diesen Scheinwirtelbildungen lassen sich folgende Verhältnisse ersehen: 1) Die rhythmische Wachstumsunterdrückung der Internodien kommt unabhängig von der Divergenzveränderung vor. 2) Die Metatopie in Längsrichtung kommt leichter als die in Querrichtung vor. 3) Die Metatopie in Querrichtung begleitet meistensfalls die in Längsrichtung.

Bei *Adenophora verticillata* var. *typica* und *Veronica virginica* var. *japonica* variiert die Blattzahl der sukzessiven Wirtel plötzlich oder durch verschiedene Zwischenstufen. Bei dieser Scheinwirtelbildung ist leicht ersichtlich, dass die Entwicklungsstelle der neuen Organe durch die Raumverhältnisse zwischen zwei bereits vorhandenen beeinflusst wird. Zuweilen entstehen demzufolge zwei Anlagen nebeneinander so nahe in einem engen Raum, dass sie miteinander verwachsen, um ein Doppelblatt zu bilden. Die Stockausschläge von *Eucalyptus Globulus* zeigen auch scheindekussierte Stellungen, bei denen die höherstehenden +Blätter der aufeinander folgenden Knoten spiralige, dorsiventrale oder unregelmässige Stellungen aufweisen.

2. Schraubenstellungen

Bei Blütenköpfchen von *Helianthus annuus*, *Chrysanthemum nipponicum*, *Calendula officinalis* var. *subspathulata* ist die Blütenanlagebildung nicht selten je nach der Seite verschieden. Diese Tatsache beweist, dass

die Grundspirale entwicklungsmechanisch nicht das primäre, sondern das sekundäre Endresultat ist. Auch für die Divergenz ist dies gültig. Bei dem Vegetationsscheitel ist eine innere Tendenz vorhanden, durch welche die neuen Organe an der Stelle nach χ, und zwar näher zum alten Organ, zwischen zwei bereits vorhandenen Organen entstehen, wobei jedoch die relative Organgrösse und Raumverhältnisse unverändert bleiben. Sind die Raumverhältnisse unregelmässig, so wird die Stelle des neuen Organs eben dadurch modifiziert. Es gibt aber noch eine Tendenz am Vegetationsscheitel, die die zufällig durch abweichende relative Organgrösse oder Raumverhältnisse entstandenen unregelmässigen Stellungen wieder regelmässig reguliert. Aus verschiedenen Beobachtungen können wir ersehen, dass die Faktoren der Organbildung und die der Organstellung, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, voneinander unabhängig sein müssen, weil selbst bei den regellosen Stellungen sich die Organe normal entwickeln. Die Faktoren, die die Anschlusstendenz und die Organstellung bedingen, scheinen auch ziemlich voneinander unabhängig zu sein, ebenso die der Organgrösse.

Die Regulierung der unregelmässig gewordenen Stellungen ist physiologisch, was aber morphomechanisch als Veränderung der relativen Organgrösse zum Ausdruck kommt. Den genauen Wert der relativen Organgrösse können wir nicht wirklich bestimmen. Jedenfalls scheint aber bei den regelmässigen Schraubenstellungen die relative Grösse so reguliert zu werden, dass der Entstehungsort des Bildungszentrums der Stelle nach χ entspricht.

Bei dem Zahlenwechsel der konjugierten Parastichen kommt einstweilig der dreizählige Kontakt vor. Bei der Abnahme vereinigen sich die zwei oder drei hochzähligen Parastichen in eine einzige, bei der Zunahme dagegen spaltet sich eine niederzählige Zeile in zwei oder drei Parastichen.

Bei Keimpflanzen von Dikotylen folgen gewöhnlich die Distichie den dekussierten Kotyledonen oder dem Primärblattwirtel. Die Distichie geht später zur Spirodistichie mit unregelmässiger Divergenz, dann zu regelmässigen Schraubenstellungen über. Die Spirodistichie-Bildung wird natürlich durch innere sowie äussere Faktoren, wie Raumverhältnisse und Achselknospengrösse, beeinflusst (*Chrysanthemum coccinum*).

Bei der Bijugie von *Cephalotaxus drupacea* entsteht das Organ jeder Halbseite unabhängig, doch zeigt das neue Organ die Bildungstendenz nach χ.

3. Stellungen der Samenanlage

Bei der zentralwinkelständigen Plazenta ist die Samenanlagestellung entweder regellos (*Platycodon grandiflorum*) oder superponiert (*Lychnis dioica*). Bei *Primula japonica* und *P. maracoides* mit freier

Zentralplazenta ist die Stellung ziemlich unregelmässig, bei *Lysimachia japonica*, *L. clethroides* und *L. Fortunei* kommen aber die Stellungen mit konjugierten Parastichen 4:5, 5:6, 6:7, 7:8, 8:9 vor, bei *Androsace saxifragaefolia*, *Cyclamen* die 9:10, 10:11, 11:12.

4. *Monstera*-Kolben

Bei den *Monstera*-Kolben zeigen die Blütenanlagen die Schraubenstellungen mit konjugierten Parastichen 15:16, 16:17, 17:18, aber der Dachstuhlwinkel ist anfangs 120°. Im Laufe des Streckungswachstums, welches das Dickenwachstums beträchtlich übertrifft, nimmt der Dachstuhlwinkel allmählich ab wie z.B. 90°, 60° usw. und die freien Flächen der Blüten drängen sich alle miteinander dicht zusammen, sodass ihr äusserer Umriss meist sechseckig wird, und die Stellung scheinbar einen dreizähligen Kontakt zeigt, wenngleich die Stellungsverhältnisse je nach der Höhe des Kolbens dem basipetalen Streckungswachstum des Kolbens zufolge verschieden ausfallen. Die Divergenzänderung ist sehr gering und an der Ansatzstelle kommt niemals Kontaktwechsel vor.

X. Literatur

ASAI, T., Über den Ursprung des dreigliedrigen Quirls von *Gardenia jasminoides*, ELLIS. Jap. Jour. Bot. **5** 1930.

BARTHELMESS, A., Über den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stellenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. Bot. Archiv. **37** 1935.

BILHUBER, E., Beiträge zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich. Bot. Archiv **35** 1933.

BOLL, F., Theorie der Blattstellung. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, **79** 1939.

BRAUN, A., Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt. Nova Acta Leop. Carol. **15** 1831.

BRAVIS, L. u. A., Über die geometrische Anordnung der Blätter und der Blütenstände. Mit einem zweifachen Anhange. Breslau 1839.

BREINDL, M., Zur Kenntnis der Baumechanik des Blütenkelches der Dikotylen. Bot. Archiv **36** 1934.

CHURCH, A. H., Note on Phyllotaxis. Ann. Bot. **15** 1901.

———., The principles of phyllotaxis. Ann. Bot. **18** 1904.

DAVIES, P. A., Leaf arrangements in *Ailanthus altissima*. Amer. Jour. Bot. **24** 1937.

———., Leaf position in *Ailanthus altissima* in relation to the FIBONACCI series. Ebenda **26** 1939.

ECKARDT, T., Über zweizählige Wirtelstellungen bei den Monokotylen und die Bedeutung der Symmetrieverhältnisse für ihr Verständnis. Bot. Archiv **42** 1941.

EICHLER, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861.

EYAMA, M., Geometrische Deutung der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. Bot. und Zool. **5** 1937.

FRANKE, M., Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stellaten. Bot. Zeit. **54** 1896.

FUJITA, T., Über die Reihe 2, 5, 7, 12 ...: in der schraubigen Blattstellung und die mathematische Betrachtung verschiedener Zahlenreihensysteme. Bot. Mag. **51** 1937.

————., Über die Entstehungsweise des Sporophylls bei *Equisetum hyemale* L. var. *japonicum* MILDE mit besonderer Rücksicht auf die Stellungsverhältnisse. Ebenda **52** 1938.

————., Statistische Untersuchung über die Zahl der konjugierten Parastichen bei den schraubigen Organstellungen. Ebenda **52** 1938.

————., Statistische Untersuchungen über den Divergenzwinkel bei den schraubigen Organstellungen. Ebenda **53** 1939.

————., Über die Organstellungen bei Maiskolben. Jap. Jour. Bot. **10** 1939.

GOEBEL, K., SCHENKS Handbuch der Botanik. III. 1 1884.

————., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908.

————., Morphologie und biologische Bemerkung. 21 Scheinwirtel. Flora **105** 1913.

————., Organographie der Pflanzen. Jena 1, III. 1928, '33.

————., Blütenbildung und Sprossgestaltung. Jena 1931.

HACCIUS, B., Untersuchungen über die Bedeutung der Distichie für das Verständnis der zerstreuten Blattstellung bei den Dikotylen. Bot. Archiv **40** 1939.

HIRMER, M., Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena 1922.

————., Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. Planta **14** 1931.

————., Neue Untersuchungen auf dem Gebiete der Organstellungen. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **52** 1934.

HOFMEISTER, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

HÜLSBRUCH, W., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Dysophylla* und einiger anderer Labiaten. Flora **126** 1932.

IRMISCH, TH., Notiz über *Cynodon Ductylon*. Bot. Zeit. **17** 1859.

VAN ITERSON, G., Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Jena 1907.

JOST, L., Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Bot. Zeit. **57, 60** 1899, 1902.

————., Zur SCHWENDENERS Antwort auf meine Einwände gegen die mechanische Blattstellungstheorie. Ebenda **60** 1902.

JOHNSON, E. L., Effects of X-rays upon growth development and oxidizing enzymes of *Helianthus annuus*. Bot. Gaz. **82** 1926.

————., The influence of X-radiation on *Atriplex hortensis*. New Phytol. **32** 1933.

JUST, T., The morphology of the flower. The typological approach to the nature of the flower. Bot. Review **5** 1935.

KINOSHITA, K., Über die Stellung und Entstehungsfolge der Tentakeln und Hörbläschen bei zwei Hydromedusa-Arten. (Japan.) Zool. Mag. **29** 1916.

KLEBAHN, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Zwangsdrehungen. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **6** 1888.

KNY, L., Ein Versuch zur Blattstellungslehre. Ebenda **16** 1898.

KORIBA, K., Über die Blattstellungslehre. (Japan.) Bot. Mag. **27** 1913.

————., Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre. J. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo **36** Art 3, 1914.

————., Entwicklungsmechanische Betrachtungen über die Differenzierung der Geschlechtsorgane bei den Blütenpflanzen. Bot. Mag. **41** 1927.

————., Entwicklung, Wachstum und Organbildung der Pflanzen. (Japan.) Iwanami-Koza 1931.

LEISERRING, B., Die Verschiebungen an *Helianthus*-Köpfchen im Verlaufe ihrer Entwicklung vom Aufblühen bis zur Reife. Flora **90** 1902.

———., Zur Frage nach den Verschiebungen an *Helianthus*-Köpfen. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **20** 1902.

———., WINKLERS Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **37** 1902.

MASTERS, M. T., Vegetable teratology. London 1868.

MEER MOHR, J. C. van der, Deviation in the phyllotaxy of *Lantana trifolia*. Rec. Trav. Bot. Néel. **28** 1931.

MERL, M., Scheitelzellsegmentierung und Blattstellung der Laubmoose. Flora **109** 1917.

MÜLLER, N. T. C., Das Wachstum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jahr. f. wiss. Bot. **5** 1866–67.

NITSCHKE, TH., Wachstumverhältnisse des rundblätterigen Sonnentaues. Bot. Zeit. **18** 1860.

POHL, F., Kleiner Beitrag zur Kenntnis der Blattwirtelbildung. B. B. C. **52** 1934.

PRIESTLEY, J. H. und SCOTT, L. J., Phyllotaxis in the Dikotyledons from the standpoint of developmental anatomy. Biol. Review **8** 1933.

RACIBORSKI, M., Über die Verzweigung. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **17** 1901.

SCHAEPPI, H., Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Primulaceen. Ztschr. für gesamte Naturwiss. **7** 1937.

SCHMUCKER, TH., Rechts- und Linkstendenz bei Pflanzen. B. B. C. **41** 1925.

———., Zur Entwicklungsphysiologie der schraubigen Blattstellung. Planta **19** 1933.

SCHÖFFEL, K., Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. Planta **17** 1932.

SCHOUTE, J. G., Beiträge zur Blattstellungslehre. I, II. Rec. Trav. Bot. Néel. **10, 11** 1913, '14.

———., On whorled phyllotaxis I. Growth whorls. Ebenda **19** 1922.

———., On whorled phyllotaxis II. Late binding whorls of *Peperomia*. Ebenda **22** 1925.

———., Über die Caryophyllaceen-Dekussation. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **50** 1932.

———., On whorled phyllotaxis III. True and false whorls. Rec. Trav. Bot. Néel. **33** 1936.

———., On the phyllotaxis of the *Ulmus* seedling. Ebenda **34** 1937.

———., On whorled phyllotaxis IV. Early binding whorls. Ebenda **35** 1938.

SCHÜEPP, O., Zur Theorie der Blattstellung. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **39** 1921.

———., Konstruktion zur Blattstellungstheorie. I, II. Ebenda **41, 42** 1923, '24.

———., Meristeme. Berlin 1926.

———., Untersuchungen und Konstruktion zur Theorie der einfachen Spiralstellung. Jahrb. f. wiss. Bot. **68** 1928.

SCHUMANN, K., Morphologische Studien. Heft 1, 2 Leipzig 1892–99.

———., Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig 1890.

———., Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904.

SCHWENDENER, S., Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

———., Über Spiralstellungen bei Florideen. Monatber. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1880.

———., Über Scheitelwachstum und Blattstellungen. Sitzungsberichte der Berl. Akad. 1885.

———., Die SCHUMANNschen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen. Ebenda 1899.

———., Die Divergenzänderungen an den Blütenköpfchen der Sonnenblume im Verlaufe ihrer Entwicklung. Ebenda 1900.
———., Die neuesten Einwände JOSTS gegen meine Blattstellungstheorie. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **20** 1902.
———., Über Spiralstellungen bei den Florideen. Ebenda **20** 1902.
SECKT, H., Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. B. B. C. **10** 1901.
SNOW, M. und SNOW, R., Experiments on phyllotaxis. 1. The effect of isolating a primordium. Philos. Transact. Roy. Soc. London Ser. B **221** 1931.
———., Experiments on phyllotaxis II. The effect of displacing a primordium. Ebenda **222** 1933.
———., The interpretation of phyllotaxis. Biol. Review **9** 1934.
———., Experiments on phyllotaxis III. Diagonal splits through decussate apices. Philos. Transact. Roy. Soc. London **225** 1935.
———., Auxin and leaf formation. New Phytol. **36** 1937.
TAKEDA, H., Some points in the morphology of the stipules in the stellata, with special reference to *Galium*. Ann. Bot. **30** 1916.
TEITZ, P., Über definitive Fixierung der Blattstellung durch die Torsionwirkung der Leitstränge. Flora **71** 1888.
TROLL, W., Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceum und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. Planta **6** 1928.
———., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, Teil 1 1935–37.
VON VEH, R., Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. Flora **125** 1930.
VELENOVSKÝ, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I, IV. Prag 1905–13.
DE VRIES, H., Monographie der Zwangsdrehungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **23** 1892.
———., Mutationstheorie 1, 2. Leipzig 1901, '03.
WEISSE, A., Beiträge zur morphologischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen. Flora **72** 1889.
———., Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Jahrb. f. wiss. Bot. **26** 1894.
———., Die Zahl der Randblüten an Kompositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Ebenda **30** 1897.
———., Zur Frage der spiraligen Blattstellungen. Ber. d. Deut. Bot. Ges. **53** 1935.
WINKLER, H., Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I, II. Jahrb. f. wiss. Bot. **36, 38** 1091, '03.
———., Zur Theorie der Blattstellungen. Bot. Zeit. **59** 1901.
ZIMMERMANN, W., Die phylogenetische Herkunft der gegenständigen und wirteligen Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Bot. **81** 1935.

Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families(1)

By Dyûhei SATÔ

With 267 text-figures

(Received December 19, 1941)

Contents

---

(1) Contributions from the Divisions of Plant-Morphology and of Genetics, Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo Imperial University, No. 290.

PART I. KARYOTYPE ANALYSIS IN LILIACEAE AND ALLIED FAMILIES

I. Introduction

Genotype analysis and phenotype analysis may be two ways among others to study the phylogeny of plants and animals. The genotype analysis, a genetical and cytogenetical method, deals with genes, linkage groups and one set of linkage groups, namely, genome, while the phenotype analysis concerns phenotypes or characteristics, being a method of systematics and morphology. The intimate relation between genes and chromosomes has generally been approved in plants and animals and particularly since the salivary gland chromosomes of *Drosophila* were found. Accordingly the chromosome morphology has been believed to be one of the important characteristics to discuss the phylogeny. This new method is a karyotype analysis or karyo-systematics.

In the karyotype analysis chromosome number (especially basis, b) and chromosome morphology (including length and breadth of chromosomes, primary and secondary constrictions and satellites) must be carefully observed and determined. The morphology of chromosome set consisting a basis, namely basikaryotype (cf. SATÔ 1939; SINOTÔ and SATÔ 1940) is the most important characteristic of the karyotype. By means of the karyotype analysis we could detect certain combinations of the basikaryotypes in the materials examined and we could also see resemblance or alteration of the basikaryotypes. The resemblance of karyotype is presumed to indicate the phylogenetic resemblance between them.

For instance the karyotypes of *Yucca, Hesperaloe, Hesperoyucca* and *Samuela* in Liliaceae (cf. MCKELVEY and SAX 1933), those of *Agave, Fourcroya, Bravoa, Beschorneria* and *Polianthes* in Amaryllidaceae (cf. SATÔ 1938) are of similar type, that is, the *Yucca-Agave* type (b=30=5L+25S). This suggests that the system of HUTCHINSON is better than that of ENGLER so far as these two families are concerned, and the same inference can be made in the case of the karyotypes of *Metanarthecium* (2n=52, b=13) and *Aletris* (2n=52, b=13). On the other hand, entirely different karyotypes of three genera, *Hemerocallis* (b=11=1L+10S), *Hosta* (b=30=4L+1M+25S) and *Phormium* (b=16=4L+12S) in Hemerocallideae can be easily ascertained. The first karyotype resembles that of the *Amaryllis* type (b=11=1L+6M+4S) in Amaryllidaceae, the second resembles that of the *Yucca-Agave* type (b=30) and the third resembles those of *Dracaena* (b=19=2L+27S) and of *Cordyline* (b=19=2L+17S). Even though we take various karyotype alterations into consideration, these three karyotypes seem to have been derived from different sources. The karyotype of *Astelia* (b=8=5L+3S) is also clearly distinguished

from that of *Dracaena* in Dracaeneae. The system of ENGLER should be modified if considered from these karytypical findings.

The object of present work was to analyze the karyotypes in Liliaceae and allied families from the stand point of the karyotype alteration and phylogeny. In part I various karyotypes were analyzed and the phylogenetic relation between different basikaryotypes has been presumed by taking the karyotype alteration into accounts. In part II the homology of chromosomes or chromosome segments between respective chromosomes consisting of different basikaryotypes was traced by the chromosome behaviour in meiosis, namely by the basikaryotype analysis.

II. Material and Methods

Almost all the material used were obtained from pot plants, most of which were raised from the seeds imported by the Koisikawa Botanic Garden of the Tokyo Imperial University. For the species names the label names on the seed bag imported were adopted in most cases. The root-tips were fixed with NAVASHIN's solution, and occasionally with the Bonn modification of FLEMMING's solution. The paraffin sections were cut 10–25 micra in thickness and NEWTON's gentian violet method was used for staining.

III. Observation

The application of the hypothesis of SAT-chromosomes to the karyotype analysis was proposed by the present writer (SATÔ 1936b), who has made a revision of the results of investigations by certain authors reporting the absence of the SAT-chromosomes, or more properly speaking, overlooking them. It may be remarked that the writer's above cited hypothesis itself might at present be in need of some modifications in view of many recent works in this line.

In the description of karyotypes the letters L, M and S denote respectively long, medium and short chromosomes. Two types of nucleolar chromosomes, that is, terminal and interstitial types have generally been found. The former type is a nucleolar chromosome in a narrow sense and the latter is a SAT-chromosome. To distinguish the nucleolar chromosomes from other chromosomes the suffix s, t or n is added on the shoulder of the abbreviated letters above-mentioned, and then the first means the SAT-chromosome with a secondary constriction, the second means the SAT-chromosome with a satellite and the third means the terminal type of nucleolar chromosome.

The descriptions of these karyotypes in Liliaceae and allied families are arranged according to the HUTCHINSON's system, for this seems to accord with the results of the karyotype analysis.

Liliales, Liliaceae

Heloniadeae

Chionographis japonica 2n=24(2b)=4L+20S (Fig. 1)

Somatic chromosomes of this species consists of two pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and ten pairs of short chromosomes with subterminal ones, though the constrictions could not clearly be distinguished in the metaphase by the extreme contraction of chromosomes. SAT-chromosomes could not be detected even by careful observation in spite of the presence of two nucleoli in the telophase. This karyotype resembles that of *Japonolirion* (2n=24=6L+18S).

Japonolirion osense 2n=24(2b)=6L+128 (Fig. 2)

This species has twenty-four somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have subterminal or submedian constrictions and nine pairs of short chromosomes have median or submedian constrictions. Two nucleoli were observed in the telophase, but corresponding SAT-chromosomes could not be detected. This karyotype is similar to that of *Chionographis* (2n=24=4L+20S) in both type and size.

Narthecieae

Tofiieldia nutans 2n=30(2b) (Fig. 3)
T. nuda 2n=30(2b) (Fig. 4)
T. japonica 2n=60(4b) (Fig. 5)

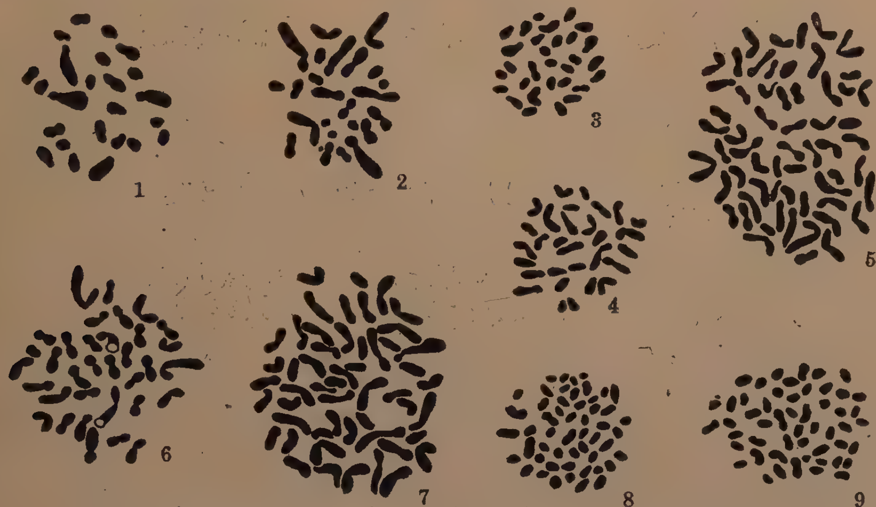
T. nutans and *nuda* are diploid and have thirty somatic chromosomes, but the primary constrictions could not easily be observed. The same chromosome number was reported by MATSUURA and SUTÔ (1935) and MILLER (1930) in the former and other species. *T. japonica* is tetraploid and has sixty somatic chromosomes. The difference of chromosome size and the position of the primary constriction are not so remarkable that the karyotype is shown only by their chromosome number. SAT-chromosomes could not be distinguished, though two and four nucleoli were clearly observed respectively in the telophase of diploid and tetraploid species. This observation contrasts finely with the report of MATSUURA and SUTÔ (1935) in *T. japonica* as following "at least 8 chromosomes appear to carry satellites, though it was sometimes very hard to distinguish from short arm."

Heloniopsis japonica 2n=34(2b)=4L+2S+28S (Fig. 6)

This species has thirty-four somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and fifteen pairs of short chromosomes have median or submedian ones. One pair of short

chromosomes was found attached to a nucleolus in the prophase and two corresponding nucleoli were observed in the telophase.

The same chromosome number was reported by MIYAJI (1930) in this species and by ONO (1926), MIYAJI (1930) and SAKAI (1934) in other species of this genus.



Figs. 1–9. Karyotypes in Heloniadeae and Narthecieae. 1, *Chionographis japonica* 2n=24 (2b). 2, *Japonolirion osense* 2n=24 (2b). 3, *Tofieldia nutans* 2n=30 (2b). 4, *T. nuda* 2n=30 (2b). 5, *T. japonica* 2n=60 (4b). 6, *Heloniopsis japonica* 2n=34 (2b). 7, *Narthecium asiaticum* 2n=52 (4b). 8, *Metanarthecium luteo-viride* 2n=52 (4b). 9, *Aletris foliata* 2n=52 (4b). ×2300.

Narthecium asiaticum 2n=52 (4b) (Fig. 7)

This species has fifty-two somatic chromosomes and this chromosome number is equal to those of *Metanarthecium* and *Aletris*, though their size is larger than those of the latter two genera.

MILLER (1930) reported 2n=30 in *N. ossifragum*, while WULFF (1935) reported n=13 in the same species. These findings did not accord with the present observation, but WULFF's result showed the same basic number of chromosomes.

Metanarthecium luteo-viride 2n=52 (4b) (Fig. 8)

The somatic complement of this species bears a close resemblance to that of *Aletris foliata* and fifty-two small chromosomes were clearly observed. Two nucleoli were found in the telophase, corresponding SAT-chromosomes could not be ascertained.

Aletris foliata 2n=52 (4b) (Fig. 9)

This species and *Metanarthecium* were classified by ENGLER into

remarkably different groups, but HUTCHINSON grouped these species in Narthecieae. This karyotype could not be distinguished from that of *Metanarthecium*.

Asphodeleae

Eremurus robustus 2n=14(2b)=8L+$2L^t$+$2S^t$+2S (Fig. 11)
E. Elwesii var. *nobilis* 2n=14(2b)=$3L^t$+6L+$1M^t$+1M+3S (Fig. 10)

The chromosome complement of *E. robustus* consists of five pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and two pairs of short chromosomes with subterminal ones. One pair of long chromosomes has a satellite at the proximal end and one pair of short chromosomes has also a satellite at the distal end. Four corresponding nucleoli for these SAT-chromosomes were clearly observed in the telophase. On the other hand, *E. Elwesii* var. *nobilis* has nine long chromosomes with subtermial constrictions, two medium chromosomes and three short chromosomes. One medium chromosome is derived from deletion of a distal segment of a long chromosome and another medium chromosome is formed by translocation of this distal segment to a short chromosome. One pair of long chromosomes has a satellite at the proximal end and its homologous chromosome is medium in size on account of deficiency of a distal segment and has a satellite at the proximal end.

BURSTROM (1929), PROSINA (1930) and UPCOTT (1936) reported that a haploid number was seven in this genus and PROSINA (1937) described various karyotypes with two pairs of SAT-chromosomes in nineteen species of this genus.

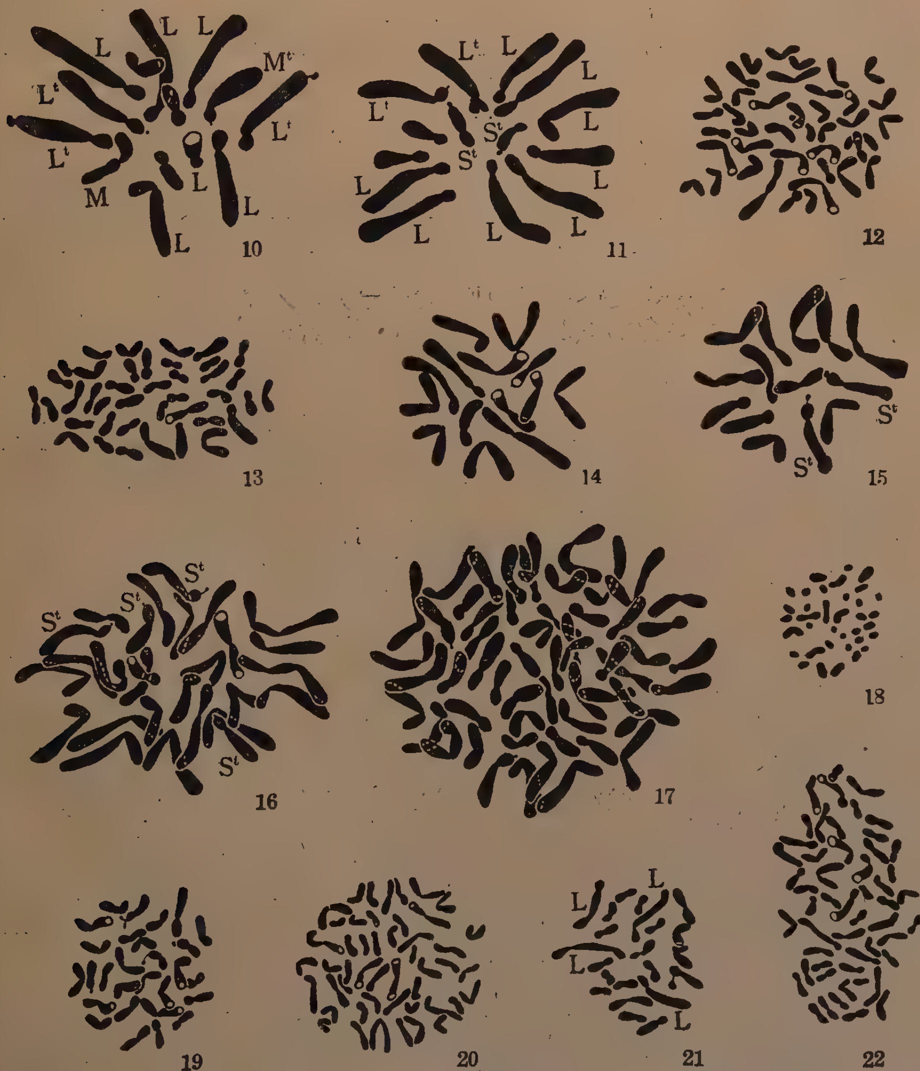
Alectorurus yedoensis 2n=40(4b)=8L+32S (Fig. 12)
A. yedoensis var. *platypetalus* 2n=40(4b)=8L+32S (Fig. 13)

This species has forty somatic chromosomes of which each two pairs of long chromosomes have respectively median or submedian constrictions and sixteen pairs of short chromosmoes have median or submedian constrictions. Four nucleoli could be observed in the telophase, but corresponding SAT-chromosomes could not be detected.

Chlorophytum natalensis 2n=14(2b)=6L+4M+4S (Fig. 14)
C. ursaubiriensis 2n=14(2b)=6L+4M+$2S^t$+2S (Fig. 15)
C. elatum var. *variegatum* 2n=28(4b)=12L+8M+$4S^t$+4S (Fig. 16)
C. macrophyllum 2n=56(8b)=24L+16M+16S (Fig. 17)

C. natalensis and *ursaubiriensis* have fourteen somatic chromosomes respectively, of which three pairs of long chromosomes have submedian constrictions, two pairs of medium chromosomes have median constrictions and two pairs of short chromosomes subterminal ones. One pair of short chromosomes of *C. ursaubiriensis* has a satellite at the proximal

end, while such SAT-chromosomes can not be observed in *C. natalensis*. *C. elatum* var. *variegatum* is tetraploid having twenty-eight chromosomes and has similar chromosome sets to those of *ursaubiriensis*. Four SAT-chromosomes can be clearly demonstrated in Fig. 16. *C. macrophyllum*



Figs. 10–22. Karyotypes in Asphodeleae. 10, *Eremurus Elwesii* var. *nobilis* 2n=14 (2b). 11, *E. robustus* 2n=14 (2b). 12, *Alectorurus yedoensis* 2n=40 (4b). 13, *A. yedoensis* var. *platypetalus* 2n=40 (4b). 14, *Chlorophyllum natalensis* 2n=14 (2b). 15, *C. ursaubiriensis* 2n=14 (2b). 16, *C. elatum* var. *variegatum* 2n=28 (4b). 17, *C. macrophyllum* 2n=56 (8b). 18, *Arthropodium cirrhatum* 2n=36 (2b). 19, *Asphodeline lutea* 2n=28 (4b). 20, *Paradesia Liliastrum* 2n=48 (3b). 21, *Anemarrhena asphodeloides* 2n=22 (2b). 22, *Asphodelus ramosus* 2n=52 (4b). ×1900.

is octoploid having fifty-six chromosomes and seems to have chromosome sets similar to those of *ursaubiriensis*, though all of eight SAT-chromosomes can not be detected. These polyploid series in *Chlorophytum* are here reported for the first time.

MATSUURA and SUTÔ (1935), YAMAZAKI (1936) and NAKAJIMA (1936) reported that haploid number was fourteen in *C. elatum* and the same chromosome number was described by YAMAZAKI in *C. comosum*.

Arthropodium cirrhatum 2n=36 (2b)=10L+26S (Fig. 18)

This species has very small chromosomes of which ten chromosomes are larger in size than other twenty-six chromosomes. Present finding does not accord with that of BOWDEN (1940) who reported n=22 in this species.

Asphodeline lutea 2n=28 (4b)=8L+4S^t+16S (Fig. 19)

This species seems to be tetraploid by having twenty-eight chromosomes of which four pairs of long chromosomes have submedian constrictions, two pairs of short chromosomes with a satellite at the proximal end have subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes have submedian constrictions.

SUSSENGUTH (1920) reported that haploid number was seven in this species which may show that the material plant used in the present observation was tetraploid.

Asphodelus ramosus 2n=52 (4b)=4L+12M+36S (Fig. 22)

This species has fifty-two somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and six pairs of medium chromosomes have also subterminal constrictions and eighteen pairs of short chromosomes median or submedian ones.

SUSSENGUTH (1921) observed thirteen bivalents in meiosis of this species and somatic doubling of chromosomes in the root-tip cells. Accordingly he dealt with a diploid material while the plant used in the present investigation seems to be tetraploid.

Paradisia Liliastrum 2n=48 (3b)=6L+42S (Fig. 20)

The chromosome complement of this species consists of three pairs of long chromosomes with submedian constrictions and twenty-one pairs of short chromosomes. Judging from the presence of three nucleoli in the telophase this plant seems to be triploid and this reference may be supported by the result of STENAR (1928) who described a diploid plant with sixteen chromosomes in haploid number.

BOWDEN (1940) found thirty somatic chromosomes in this species, but this does not accord with the present finding.

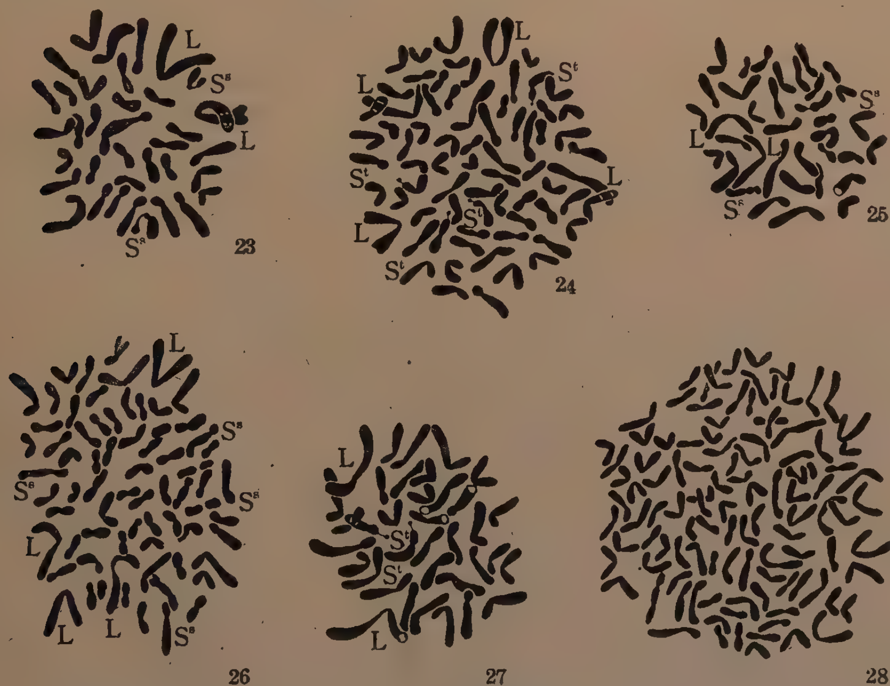
Anemarrhena asphodeloides 2n=22(2b)=4L+28^{t}+16S (Fig. 21)

This species has twenty-two somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and nine pairs of short chromosomes have submedian or subterminal constrictions. One pair of short chromosomes with an extremely subterminal constriction has a satellite at the proximal arm. Two correcponding nucleoli were observed in the telophase.

Ophiopogoneae

Liriope minor 2n=36(2b)=2L+16M+$2M^{t}$+16S (Fig. 27)
L. koreana 2n=108(6b)+6L+54M+48S (Fig. 28)

L. minor has thirty-six somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has a median constriction, nine pairs of medium chromo-



Figs. 23–28. Karyotypes in Ophiopogoneae. 23, *Ophiopogon jaburan* 2n=36 (2b). 24, *O. planiscarpus* 2n=72 (4b). 25, *O. japonicus* 2n=36 (2b), *O. japonicus* 2n=72 (4b). 27, *Liriope minor* 2n=36 (2b). 28, *L. koreana* 2n=108 (6b). ×1900.

somes have subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes submedian or subterminal ones. One pair of medium chromosomes has a satellite at the proximal arm. *L. koreana* has one hundred and eight chromosomes and seems to be hexaploid, but six SAT-chromosomes could not be observed in spite of the presence of six nucleoli in the telophase.

MATSUURA and SUTÔ (1935) reported the same haploid number in *L. minor* and SHIMOTOMAI (1927) described a tetraploid species, *L. graminifolia* which had ca. thirty-six chromosomes in haploid number.

Ophiopogon jaburan 2n=36(2b)=2L+18M+$2S^s$+14S (Fig. 23)
O. japonicus 2n=36(2b)=2L+18M+$2S^s$+14S (Fig. 25)
O. japonicus 2n=72(4b)=4L+36M+$4S^s$+28S (Fig. 26)
O. planiscarpus 2n=72(4b)=4L+36M+$4S^t$+28S (Fig. 24)

O. jaburan is a diploid and has thirty-six somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has a median constriction, nine pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes submedian or subterminal ones. One pair of short chromosomes has a secondary constriction at the proximal arm. This karyotype is similar to that of *Liriope*. One form of *O. japonicus* came from the Nikko Botanic Garden had the same chromosome number while an yellow-variegated race from the Koisikawa Botanic Garden was tetraploid and had seventy-two chromosomes of which four SAT-chromosomes had secondary constrictions at the distal arms. These SAT-chromosomes suggests translocation of a secondarily constricted segment of the proximal arm to the distal arm (Figs. 25, 26). *O. planiscarpus* is also tetraploid and its four SAT-chromosomes each have satellites. MATSUURA and SUTÔ (1935) reported the same chromosome number in *O. jaburan*, while DUDGEON (1922) described that the haploid number was fifty-six in *O. intermedius* which did not accord with the result of the present observation especially in the basic number of chromosomes.

Herrerieae

Herreria salsaparilha 2n=54(2b)=8L+46S (Fig. 29)

This species is isolated from the other plants by a number of taxonomists which is supported also by the karyotype analysis. The chromosome complement consists of four pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and twenty-three pairs of short chromosomes. This karytype resembles to a certain extent the *Yucca-Agave* type.

Kniphofieae

Kniphofia aloides 2n=12(2b)=6L+$2S^t$+4S (Fig. 30)
K. pulchella 2n=12(2b)=4L+$4S^t$+4S (Fig. 31)

K. aloides has twelve somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have submedian constrictions and three pairs of short chromosomes subterminal ones. One pair of short chromosomes has a satellite at the proximal arm. Another pair of SAT-chromosomes could not be observed, though four nucleoli were clearly observed in the telo-

phase: *K. pulchella* has also a similar karyotype and two pairs of SAT-chromosomes with subterminal constrictions.

The same chromosome number was reported by BELLING (1928), FERNANDES (1931), WEBBER (1932) and DARLINGTON (1933) in *K. aloides* and by MATSUURA and SUTÔ (1935) in *K. pulchella* and by MOFFETT (1932) and VILORIN and SIMONET (1927) in other species. MOFFETT



Figs. 29–37. Karyotypes in Herreirieae, Kniphofieae, Hemerocallideae and Aloineae. 29, *Herreria salsaparilha* 2n=54 (2b). 30, *Kniphofia aloides* 2n=12 (2b). 31, *K. pulchella* 2n=12 (2b). 32, *Hosta ventricosa* 2n=60 (2b). 33, *H. lancifolia* 2n=60 (2b). 34, *Hemerocallis longituba* 2n=22 (2b). 35, *H. kwanso* 2n=33 (3b). 36, *Aloe spuria* 2n=14 (2b). 37, *Gasteria gracilis* var. *minima* 2n=14 (2b). ×1900.

observing eight species found that there were diploid, tetraploid and octoploid forms in *K. Nelsonii.*

Hemerocallideae

Hosta ventricosa 2n=60 (2b)=8L+2M+50S (Fig. 32)
H. lancifolia 2n=60 (2b)=8L+2M+50S (Fig. 33)

These species have sixty somatic chromosomes of which four pairs

of long chromosomes have subterminal constrictions, one pair of medium chromosomes has also subterminal constriction and twenty-five pairs of short chromosomes have median or subterminal ones. This karyotype has the resemblance of the *Yucca-Agave* type.

The same chromosome number had been reported by many workers, SAKAI (1934), WHITAKER (1934), AKEMINE (1935), SATÔ (1935), MATSUURA and SUTÔ (1935) and YASUI (1935). The last author described a triploid species, *H. clausa* besides the diploid plants.

Hemerocallis longituba 2n=22(2b)=2L+20S (Fig. 34)
H. Kwanso 2n=33(3b)=3L+30S (Fig. 35)

H. longituba has twenty-two somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has submedian constriction and ten pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. *H. Kwanso* has thirty-three chromosomes and seems to be autotriploid by showing eleven trivalents in meiosis. The karyotype of *Hemerocallis* is clearly distinguished from that of *Hosta* and rather resembles that of the *Amaryllis* type of Amaryllidaceae. Six nucleoli were found in the telophase of *H. longituba*, but corresponding SAT-chromosomes could not be observed.

The same chromosome number was reported by various investigators such as BELLING (1925), NAVASHIN (1927), TAKENAKA (1929), SIENICKA (1929), STOUT (1932), DARK (1932) and SAKAI (1934).

Aloineae

Aloe spuria $2n=14(2b)=7L+1L^{t}+2S^{t}+4S$ (Fig. 36)

This species has fourteen somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes and three pairs of short chromosomes have subterminal constrictions. One long chromosome with extremely subterminal constriction (L_4) has a satellite at the distal arm and one pair of short chromosomes has a satellite at the proximal arm. One long chromosome with a satellite appears to have a secondary constriction at the distal arm, but this constriction has no relation to the nucleolus condensation and its origin is not clear. Such observation was made by RESENDE (1937) in *A. Bainesii*, though this was attributed by him to the accidental occurrence of SAT-constriction. These exaggerated constrictions were often found by the present writer in the colchicine and acenaphthene experiments carried out in the pollen mother cells of *Gasteria*. Consequently a fragile position may exist at the distal arm of long chromosomes and seems to take an appearance of the secondary constriction by the effect of fixation or other treatments.

The karyotypes of Aloinae had been analysed by the present writer (1937) in details and the same chromosome number was reported by

MÜLLER (1912), TAYLOR (1925), FERGUSON (1926), BELLING (1928), JOHANSEN (1929), STRONG (1931), FERNANDES (1931), MARSHAK (1934), GEITLER (1935) MATSUURA and SUTÔ (1935), RESENDE (1936, 1937 a, b), SATÔ (1937) and JOSHI (1937).

Gasteria gracilis var. *minima* 2n=14((2b)=5L+3L^t+1M+5S (Fig. 37)

This species had been described as *Aloe gracilis* var. *minima* in the previous paper (SATÔ 1937) and has a peculiar karyotype i.e., eight long, one medium and five short chromosomes instead of eight long and six short chromosomes as in other Aloinae species. By the karyotype analysis the writer suggested in the previous paper, "The medium chromosome may be derived from the long chromosome (L_4?) by fragmentation. The karyotype suggests the translocation of the distal end of long chromosome to the short chromosome (L) in favourable preparations." This inferece could be verified by the basikaryotype analysis which analyzed the chromosome behaviour in meiosis of this species (cf. Part II).

The chromosome numbers in many *Gasteria* species were reported by TAYLOR (1924), FERGUSON (1926), MARSHAK (1934), GEITLER (1935), MATSUURA and SUTÔ (1935), SATÔ (1936, 1937), RESENDE (1937) and SEARS (1937). The present writer observed that *G. maculata* was a tetraploid species while Resende (1937) found the tetraploidy in *Gasteria* "spec."

The karyotypes of Aloineae including *Aloe, Gasteria, Haworthia, Apicra* and *Lomatophyllum* are very characteristic and have an intimate relation with each other. These relations can be verified by the chromosome behaviour in meiosis of the intergeneric hybrids, and this object was partially achieved by the basikaryotype analysis in the intergeneric hybrids between *Aloe* and *Gasteria* (cf. SINOTÔ and SATÔ 1940; Part II).

Convallarieae

Convallaria Keiskei 2n=38(2b)=4L+16M+2M^t+16S (Fig. 38)

The chromosome complement of this species consists of two pairs of long chromosomes with submedian constrictions, nine pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes with median or submedian constrictions. One pair of medium chromosomes with an extremely subterminal constriction is a SAT-chromosome with a satellite at the proximal arm and two corresponding nucleoli were observed in the telophase.

This chromosome number was also found by MATSUURA and SUTÔ (1935), but it was not equal to the result of STOW (1934) in this species and also to those of WIEGAND (1899, 1900), TRANSKOWSKY (1930) and STOW (1934) in *C. majalis* (n=18).

Reineckia carnea 2n=38(2b)=2L+10M+26S (Fig. 39)

This species has thirty-eight somatic chromosomes of which one pair

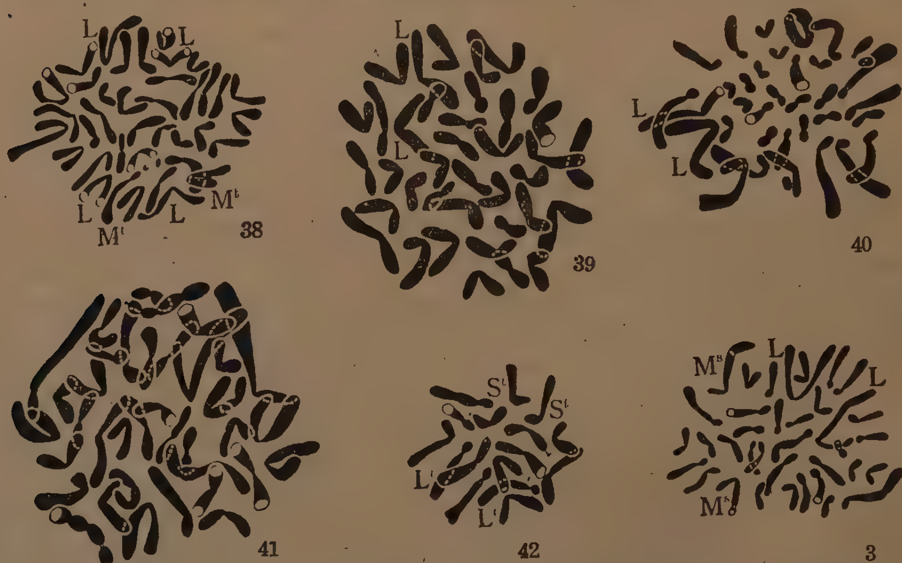
of long chromosomes has submedian constriction, five pairs of medium chromosomes have subterminal or submedian constrictions and thirteen remaining short pairs have median or submedian constrictions. In spite of the presence of two nucleoli in the telophase two corresponding SAT-chromosomes could not be observed. This karyotype has a resemblance to those of *Convallaria* and *Rohdea*.

The same chromosome number was reported already by NAKAJIMA (1934), MATSUURA and SUTÔ (1935) and NOGUCHI (1936), while HOSONO (1930) observed forty-two chromosomes in this species.

Aspidistreae

Aspidistra elatior 2n=36 (2b)=2L+16M+18S (Fig. 40)

This species has thirty-six somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has submedian constriction, eight pairs of medium



Figs. 38–43. Karyotypes in Convallarieae, Aspidistreae, Milliganieae and Peliosantheae. 38, *Convallaria Keiskei* 2n=38 (2b). 39, *Reineckia carnea* 2n=38 (2b). 40, *Aspidistra elatior* 2n=36 (2b). 41, *Rohdea japonica* 2n=38 (2b). 42, *Astelia velutina* 2n=16 (2b). 43, *Peliosanthes arisanensis* 2n=36 (2b). ×1600.

chromosomes except one pair with median constriction have subterminal constrictions and nine pairs of short chromosomes except one pair with an extremely subterminal constriction have median constrictions. This karyotype (2n=36=2L+16M+18S) is apparently different from those (2n=32) reported by HEITZ (1926) and GOLASZEWSKA (1934) in having extra small chromosomes. According to GOLASZEWSKA the karyotype of

his material is as follows: $2n=32=2L+2M^{t}+18M+10S$. Consequently four medium chromosomes change into eight short chromosomes by fragmentation or other chromosome alteratin, the present karyotype ($2n=36=2L+16M+18S$) may be formed.

The present result is in accord with the finding of YAMAMOTO (1930) in chromosome number.

Rohdea japonica 2n=38(2b) (Fig. 41)

This species has thirty-eight somatic chromosomes of which one pair of chromosomes has a satellite and a secondary constriction. This karyotype is similar to those of *Convallaria* and *Reineckia* rather than that of *Aspidistra*.

The present observation is in accord with that of MATSUURA and SUTÔ (1935), but does not agree with those of TAKAMINE (1916) and YAMAMOTO (1930), i.e., the formers reported that this species had fourteen chromosomes in haploid number and the latters thirty-six chromosomes in diploid number.

Milliganieae

Astelia velutina $2n=16(2b)=8L+2L^{t}+4S+2S^{t}$ (Fig. 42)

This species has sixteen somatic chromosomes of which five pairs of long chromosomes have subterminal or submedian constrictions and three pairs of short chromosomes have submedian constrictions. Each one pair of long and short chromosomes have satellites respectively at the proximal ends. This karyotype is very characteristic and has a resemblance to some extent to that of *Chlorophytum* and also to those of *Streptopus* and *Polygonatum*. ENGLER grouped this genus with *Cordyline*, *Dracaena* etc. in Draçaeneae, but HUTCHINSON separated this genus and *Milligania* from Dracaeneae and established a new tribe Milliganieae. This opinion is supported by the present observation which clarly showed that the karyotype of *Astelia* was far from resembling those of *Cordyline* and *Dracaena*.

Peliosantheae

Peliosanthes arisanensis $2n=36(2b)=2L=2M^{s}+4M+28S$ (Fig. 43)

The chromosome complement of this species consists of one pair of long chromosomes with median constriction, three pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions and fourteen pairs of short chromosomes with subterminal or submedian constrictions. One pair of the medium chromosomes is a SAT-chromosome having a secondary constriction at the distal arm. Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were clearly observed in the telophase.

This karyotype is also characteristic and is different from those of *Sansevieria*, *Liriope* and *Ophiopogon* and is similar to that of *Aspidistra*.

Polygonatae

Streptopus amplexifolius var. *papillatus* $2n=32(4b)=8L+2L^s+2S^t+20S$ (Fig. 44).

This species is tetraploid and has thirty-two somatic chromosomes of which five pairs of long chromosomes and eleven pairs of short ones have subterminal constrictions. One pair of long chromosomes has a secondary constriction at the distal arm and one pair of short chromosomes has a satellite at the proximal end. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes could be easily observed in the telophase.

MATSUURA and SUTÔ (1935) reported the various chromosome numbers in this genus, that is, *S. japonicus* (n=8+2ff), *amplexifolius* (n=16) and *streptoides* (n=36).

Polygonatum falcatum $2n=20(2b)=2L^s+4L+6M+2S^s+6S$ (Fig. 45)

This species has twenty somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have submedian constrictions, five pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. One pair of long chromosomes has a secondary constriction at the distal arm and one pair of short chromosomes has also a secondary constriction at the proximal arm. These four SAT-chromosomes were clearly observed by HASEGAWA (1933) in 18-chromosome type of this species.

VON BONICKE (1911) described that the haploid number of chromosomes was twelve in *P. multiflorum*, while HASEGAWA (1933) observed five species with ten chromosomes in haploid number except one which is the same species as dealt with the present writer, showed nine chromosomes, and MATSUURA and SUTÔ (1935) reported three species with ten chromosomes and one species with eleven chromosomes in haploid number.

Disporopsis arisanensis $2n=40(2b)=2L+2S^s+36S$ (Fig. 46)

This species has forty somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has a median constriction and twenty-nine pairs of short chromosomes have subterminal, submedian or median constrictions. One pair of short chromosomes is a SAT-chromosome with a secondary constriction which coincides with a primary constriction.

Majanthemum dilatatum $2n=54(4b\text{-}2)=4L+4S^s+46S$ (Fig. 48)
M. dilatatum var. *nipponicum* $2n=54(4b\text{-}2)=4L+4S^s+46S$
M. bifolium $2n=54(4b\text{-}2)=4L+4S^s+46S$ (Fig. 47)

The chromosome complements of these species consist of two pairs

of long chromosomes with submedian constrictions and twenty-five pairs of short chromosomes of which two pairs have secondary constrictions at the proximal arms. This karyotype suggests a tetraploid nature and to be a secondary polyploid having fourteen as a basis (4b-2). This infer-



Figs. 44–52. Karyotypes in Polygonatae. 44, *Streptopus amplexifolius* var. *papillatus* 2n=32 (4b). 45, *Polygonatum falcatum* 2n=20 (2b). 46, *Disporopsis arisanensis* 2n=40 (2b). 47, *Majanthemum bifolium* 2n=54 (4b-2). 48, *M. dilatatum* 2n=54 (4b-2). 49, *Smilacina japonica* 2n=36 (2b). 50, *Disporum smilacinum* 2n=16 (2b). 51, *D. smilacinum* var. *ramosum* 2n=16 (2b). 52, *Clintonia udensis* 2n=28 (2b). ×1900.

ence seems to be supported by the result of LAWSON (1913) in *M. bifolium*, that is, n=14.

According to MATSUURA and SUTÔ (1935) the haploid number of *M. dilatatum* was sixteen and this material is clearly different from the material used in the present observation.

Smilacina japonica $2n=36(2b)=4L+14M+2S^t+16S$ (Fig. 49)

This species has thirty-six somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have median constrictions, seven pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and nine pairs of short chromosomes have median or submedian constrictions. One pair of short chromosomes is SAT-chromosomes each with a satellite.

The present finding is in accord with those of TAHARA (1933) and MATSUURA and SUTÔ (1935) in *S. japonica*. MACALLISTER (1909) reported that the haploid number of *S. stellata* was twelve and WOOLERY (1915) also described that the haploid number was twenty-four in *S. racemosa*. These two species are apparently different from that used in the present research.

Disporum smilacinum $2n=16(2b)=7L+1L^t+3S^t+5S$ (Fig. 50)
D. smilacinum var. *ramosum* $2n=16(2b)=8L+2S^t+1S^s+5S$ (Fig. 51)

Disporum smilacinum has sixteen somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have submedian constrictions, other two pairs of long chromosomes and three pairs of short chromsomes have subterminal constrictions and one pair of short chromosomes has submedian constriction. One long chromosome with a subterminal constriction and three short chromosomes each have a satellite at the proximal end. This suggests either translocation of the satellite or heterozygotic condition of the basikaryotypes. The heterozygotic condition is observed in *D. smilacinum* var. *ramosum*. One short chromosome with a secondary constriction is a SAT-chromosome and its origin is not easily explained. This chromosome may be derived from inversion of a distal segment of the short chromosome with a satellite. HASEGAWA (1933) found that two pairs of long chromosomes were SAT-chromosomes in *D. pullum* and could not observe in this and other species. The present finding has an accordance with those of HASEGAWA (1933) in four species and one variety and with that of MATSUURA and SUTÔ (1935) in *D. sessile* var. *macrophyllum*, but does not accord with that of LAWSON (1913) i.e., n=5 in *D. Hookeri*. HASEGAWA described diploid and triploid forms in *D. sessile*.

Clintonia udensis $2n=28(2b)=4L+14M+2M^t+8S$ (Fig. 52)

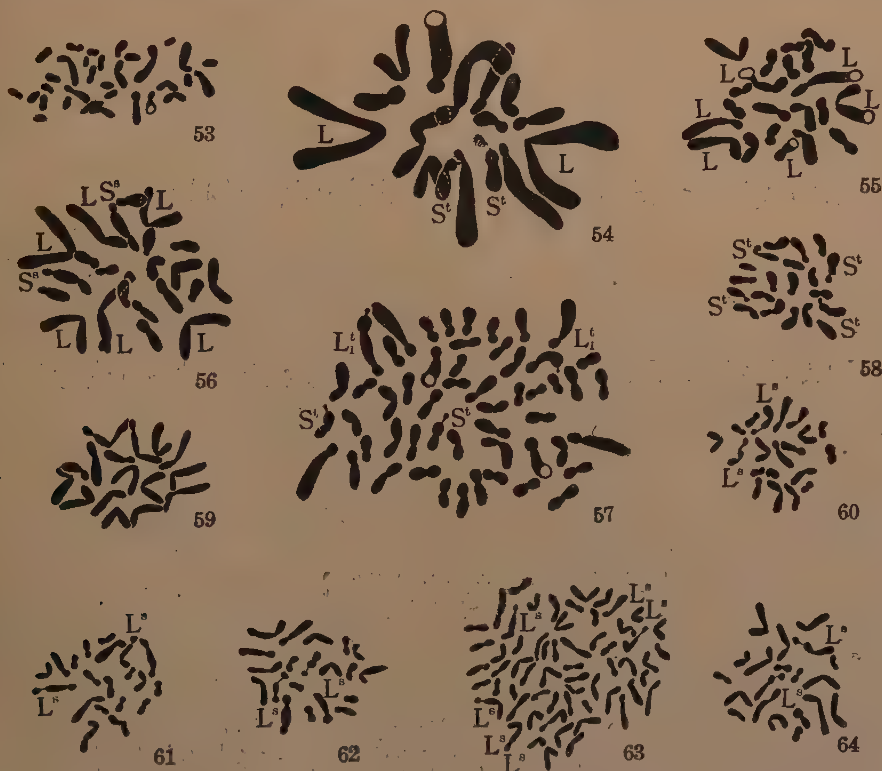
The chromosome complement of this species is as follows: two pairs of long chromosomes with median constrictions, eight pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes with median constrictions. One pair of medium chromosomes with an extremely subterminal constriction has a satellite at the proximal end. Another pair of medium chromosomes has a secondary constriction at the proximal arm, but this seems not to be a SAT-chromosome.

This chromosome count accords with that of MATSUURA and SUTÔ (1935) in this species, but does not accord with that of SMITH (1911) in *C. borealis* (n=ca. 12, 2n=ca. 20).

Dianelleae

Dianella ensifolia 2n=32(2b)=8L+4M+20S (Fig. 53)

This species has thirty-two somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have subterminal constrictions, two pairs of medium



Figs. 53–64. Karyotypes in Dianelleae, Uvularieae, Tricyrtideae, Veratreae and Asparageae. 53, *Dianella ensifolia* 2n=32 (2b). 54, *Oakesia sessilifolia* 2n=16 (2b). 55, *Littonia modesta* 2n=22 (2b). 56, *Gloriosa superba* 2n=22 (2b). 57, *Tricyrtis formosana* 2n=52 (4b). 58, *Stenantium robustum* 2n=20 (2b). 59, *Veratrum japonicum* 2n=16 (2b). 60, *Asparagus crispus* 2n=20 (2b). 61, *A. myriocladės* 2n=20 (2b). 62, *A. plumosus* 2n=20 (2b). 63, *A. splendens* 2n=60 (6b). 64, *A. myrifolia* 2n=20 (2b). ×1900.

chromosomes have median constrictions and ten pairs of short chromosomes have median or subterminal constrictions.

This karyotype is clearly distinguished from that of *Alectorurus* which was grouped by ENGLER with this genus in Dianelleae and rather

resembles those of *Phormium* (2n=32=8L+24S) and *Cordyline* (2n=38 =4L+34S).

Uvularieae

Oakesia sessilifolia 2n=16(2b)=2L+4M+2S^t+8S (Fig. 54)

This species has sixteen somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has a submedian constriction, two pairs of medium chromosomes have subterminal ones and five remaining pairs of short chromosomes have subterminal ones except one pair having median one. One pair of short chromosomes each has a satellite at the proximal end. In spite of the presence of four nucleoli in the telophase only one pair of SAT-chromosomes was observed in this material. This count of chromosome number is different from that (2n=14) reported by ANDERSON and WHITAKER (1934) and the comparison of karyotypes in both cases indicates that one extra pair of short chromosomes with median constriction exists in the present case.

This karyotype is similar to that of *Uvularia* (n=7) (cf. BELLING 1925; ANDERSON and WHITAKER 1934; GEITLER 1934, 1935) and has larger chromosomes than those of *Littonia* and *Gloriosa*.

Littonia modesta 2n=22(2b)=6L+16S (Fig. 55)

The chromosome complement consists of three pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes with submedian or subterminal constrictions. SAT-chromosomes could not be observed, but two nucleoli were clearly found in the telophase.

This karyotype is similar to that of *Gloriosa* (2n=22=6L+16S).

Gloriosa superba 2n=22(2b)=6L+2S^s+14S (Fig. 56)

This species has twenty-two somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have submedian constrictions and eight pairs of short chromosomes except one pair with a median constriction have subterminal constrictions. One pair of short chromosomes with subterminal constriction has a secondary constriction at the distal arm and attaches to nucleoli in the prophase proving to be a SAT-chromosome. This karyotype resembles that of *Littonia* (2n=22=6L+16S).

MILLER (1930) reported the same chromosome number in this species.

Tricyrtideae

The karyotype analysis of *Brachycyrtis* and *Tricyrtis* was carried out by the present writer (1939) and various karyotypes were described in details, so the description of the karyotypes in Tricyrtideae is here omitted.

T. formosana 2n=52(4b)=6L+2L^t+2S^t+42S (Fig. 57)

This plant is a tetraploid which was produced by treatment of seeds

with colchicine solution (0.04%) (cf. SINOTÔ and SATÔ 1942). The karyotype of this genus is different from those in Uvularieae, but resembles to some extent those of *Littonia* and *Gloriosa*.

Veratreae

Stenantium robustum 2n=20(2b) (Fig. 58)

This species has twenty somatic chromosomes four of which seem to be SAT-chromosomes with satellites at the proximal arms. The SAT-constriction of one pair of chromosomes coincides with the primary constriction. Four corresponding nucleoli were observed in the telophase.

The same chromosome number in this species was already reported by MILLER (1930).

Veratrum japonicum 2n=16(2b) (Fig. 59)

This species has sixteen somatic chromosomes two of which have secondary constrictions at the distal ends. These chromosomes have submedian or subterminal constrictions. Two nucleoli were observed in the telophase and corresponding SAT-chromosomes seem to be the chromosomes with secondary constriction.

Diploid plants in this genus were reported by STENAR (1928) and by MILLER in *V. album*, by MATSUURA and SUTÔ (1935) in *V. longebracteatum* and *Maximowiczii* and tetraploid plants were described by MILLER (1930) in *V. nigrum* and MATSUURA and SUTÔ (1935) in *V. oxysepalum* and *stamineum*.

Asparageae

Asparagus crispus 2n=20(2b)=$10L+2L^s+8S$ (Fig. 60)
A. myrioclades 2n=20(2b)=$10L+2L^s+8S$ (Fig. 61)
A. plumosus 2n=20(2b)=$10L+2L^s+8S$ (Fig. 62)
A. myrifolia 2n=20(2b)=$10L+2M^t+8S$ (Fig. 64)
A. splendens 2n=60(6b)=$30L+6L^s+24S$ (Fig. 63)

A crispus, myrioclades and *plumosus* have twenty somatic chromosomes of which six pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes have median or submedian constrictions. One pair of long chromosomes has a secondary constriction at the distal arm. *A. splendens* is hexaploid and has similar chromosome sets with the diploid species and has six SAT-chromosomes with secondary constrictions at the distal arms. While *A. myrifolia* has one pair of SAT-chromosomes with a satellite at the proximal arm. The karyotype of this genus is similar to those of *Danae* and *Ruscus,* though the chromosome size is smaller than those of the latter two genera. HUTCHINSON separated the genus *Asparagus* from these two genera and grouped into a new family Ruscaceae, but ENGLER grouped these genera in Asparagae.

The diploid plants of this genus were reported by KUHN (1930) in *A. plumosus*, by KAMO (1929), SHOJI ans NAKAMURA (1928), KUHN (1930) and FLORY (1932) in *A. officinalis*, while a hexaploid form was reported by KUHN in *A. Splengeri* which was described by SUGIURA (1931) to have twenty-four in haploid number. The results of these investigators except SUGIURA have an accordance with the present observations.

Tulipeae

Erythronium japonicum $2n=24(2b)=2L^{t}+6S^{t}+16S$ (Fig. 65)

This species has twenty-four somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has submedian constriction and eleven remaining pairs of short chromosomes have subterminal ones. One pair of long chromosomes and two pairs of short chromosomes each have satellites at the distal ends and one pair of short chromosomes has a satellite at the proximal end. Eight nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were easily observed in the telophase.

This chromosome number is in accord with those reported by SCHAFFNER (1901) in *E. albidum* and *americanum* and by OIKAWA (1940) in *E. japonicum*, though these authors did not observe the SAT-chromosomes.

Fritillaria verticillata var. *Thungergii* $2n=2n(2b)=4L+6S^{s}+14S$ (Fig. 66).

The chromosome complement of this species consists of two pairs of long chromosomes with submedian constrictions and ten pairs of short chromosomes with subterminal ones. Three pairs of SAT-chromosomes with secondary constrictions at the distal arms were observed in the telophase.

This finding is in accord with that of YAMAMOTO (1930) in this species and also with those of SAX (1918), TAYLOR (1926), DARLINGTON (1929, 1936), LACOUR (1931), HUSKINS and SMITH (1934), MATSUURA (1934) and FRANKEL (1937) in other species. MATSUURA (1935) described a triploid in *F. camtschatensis* besides diploid and DARLINGTON (1932) also found triploids in both *F. pudica* and *latifolia*.

Tulipa sp. $2n=24(2b)$ (Fig. 67)

This species has twenty-four somatic chromosomes of which each member of one pair has a satellite at the proximal end and one pair has two tandem secondary constrictions at the proximal arm. The karyotypes of *Tulipa* were investigated by WOODS and BAMFORD (1936) in details.

Diploid plants were found by many investigators such as DE MOL (1925, 1928, 1930), NEWTON (1926), HEITZ (1926), DARLINGTON and AMMAL (1932), DARLINGTON and MATHER (1932), UPCOTT and LACOUR (1936), HALL (1937), UPCOTT (1937) and WOODS and BAMFORD (1937).

Triploid plants were observed by DE MOL (1925, 1928, 1930), NEWTON and DARLINGTON (1929), DARLINGTON and MATHER (1932), UPCOTT and LACOUR (1936), WOODS and BAMFORD (1937) and HALL (1937). Tetra-



Figs. 65–73. Karyotypes in Tulipeae. 65, *Erythronium japonicum* 2n=24 (2b). 66, *Fritillaria verticilata* var. *Thunbergii* 2n=24 (2b). 67, *Tulipa* sp 2n=24 (2b). 68, *Amana latifolia* 2n=24 (2b). 69, *A. edulis* 2n=48 (4b). 70, *Lloydia serotina* 2n=24 (2b). 71, *Calochortus uniflorus* 2n=40 (4b). 72, *Lilium philippinense* var. *formosanum* 2n=24 (2b). 73, *Cardiocrinum cordatum* 2n=24 (2b). ×1600.

ploid ones were described by DE MOL (1925, 1928) and NEWTON (1926) who also reported a pentaploid in *T. clusiana*.

Amana latifolia 2n=24 (2b) (Fig. 68)
A. edulis 2n=48 (4b) (Fig. 69)

A. latifolia has twenty-four somatic chromosomes all of which have subterminal constrictions. One pair of chromosomes has respectively a satellite at the proximal arm and another pair has a satellite at the distal arm. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were observed in the telophase. *A. edulis* is tetraploid and has forty-eight somatic chromosomes. This genus was separated by HONDA from the genus *Tulipa* and this karyotype is the most allied to that of *Tulipa*.

The same chromosome number was reported by UPCOTT and LACOUR (1936) and HALL (1937) in *Tulipa* (*Amana*) *edulis*.

Lloydia serotina 2n=24 (2b) =4L+2M+$2S^t$+16S (Fig. 70)

This chromosome complement of this species consists of two pairs of long chromosomes with subterminal constrictions, one pair of medium chromosomes with subterminal constriction and nine pairs of short chromosomes with subterminal or submedian constrictions. One pair of short chromosomes has a satellite at the proximal end. Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were detected in the telophase. In spite of the same basic number this karyotype is clearly distinguished from those of other genera.

The same count of chromosomes was reported by NEWTON (1926) and SAKAI (1935) in this species.

Calochortus uniflorus 2n=40 (4b) =12L+$4S^t$+24S (Fig. 71)

This species has forty somatic chromosomes of which six pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and fourteen pairs of short chromosomes have submedian or subterminal constrictions. Four short SAT-chromosomes each with a satellite and four corresponding nucleoli were observed. This species seems to be tetraploid, judging from the karyotype and the results obtained by NEWTON (1926) in ten other species of this genus (2n=14, 16, 18, 20, 28). This karyotype is apparently different from those of other genera in Tulipeae, especially in its basic number.

Lilium philippinense var. *formosanum* 2n=24 (2b) =4L+$2S^t$+$2S^s$+16S (Fig. 72).

This species has twenty-four somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have submedian constrictions and ten remaining pairs of short chromosomes have subterminal ones. One pair of short

chromosomes has a satellite at the proximal end and another pair of short chromosomes has a secondary constriction at the distal arm and four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were clearly observed in the telophase. Various combinations of SAT-chromosomes can be easily expected in this genus, judging from the results obtained by M. SATÔ (1932) and other investigators.

Diploid species of *Lilium* were reported by many workers such as NEWTON (1926), BELLING (1926, 1927, 1928), MORINAGA and FUKUSHIMA (1931), M. SATÔ (1932), GEITLER (1934), MATHER (1935), SAX (1935) and MATSUURA and SUTÔ (1935) etc. and triploid plants were described by TAKAMINE and NAGAMATSU (1930), M. SATÔ (1932) and MATHER (1935).

Cardiocrinum cordatum $2n=24(2b)=4L+6S^s+14S$ (Fig. 73)

The chromosome complement of this species consists of two pairs of long chromosomes with submedian constrictions and ten pairs of short chromosomes with subterminal ones. Three pairs of short chromosomes have secondary constrictions at the distal arms. This karyotype is similar to those of *Fritillaria* and *Lilium medeloides*.

The same chromosome number was reported by TAKAMINE (1916), MORINAGA and FUKUSHIMA (1931), M. SATÔ (1932) and OIKAWA (1937) in this species and by MATSUURA and SUTÔ (1935) in *C. Glehni*.

Scilleae

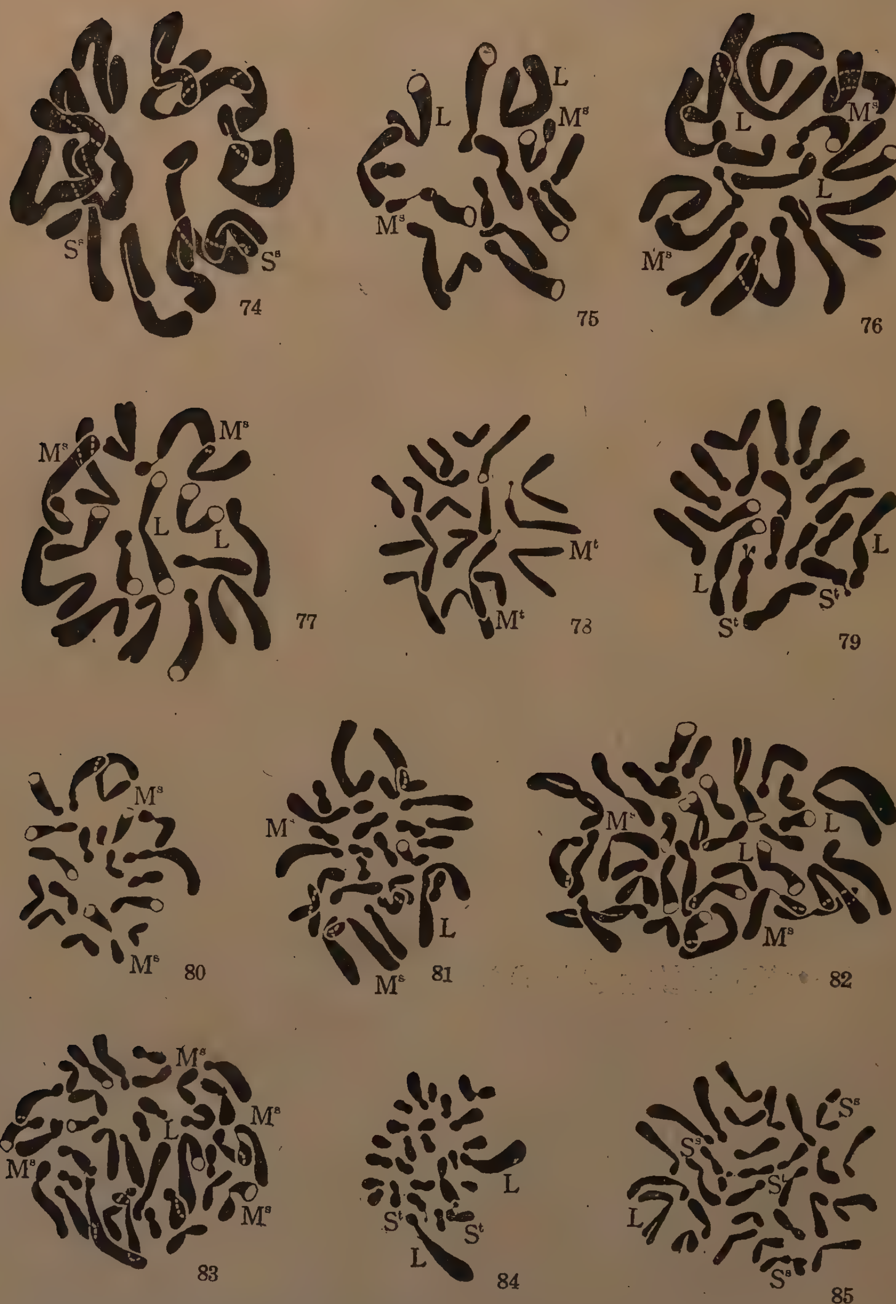
Eucomis punctatum $2n=60(4b)=8L+8M+4S^t+40S$ (Fig. 95)

This species has sixty somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have extremely subterminal constrictions, four pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and eleven remaining pairs of short chromosomes have median or submedian constrictions. Four short chromosomes show a characteristic form in having satellites as in *Scilla peruviana* (cf. SATÔ 1934, 1935). This species seems to be tetraploid judging from the karyotype and the results obtained in other species.

KOERPERICH (1930) reported that *E. undulata* had thirty somatic chromosomes and the same result was obtained by MATSUURA and SUTÔ (1935) in *E. bicolor*, while the present writer (1935) reported three tetraploid species including this species dealt in the present paper.

Scilla sibirica $2n=12(2b)=8L+2S^s+2S$ (Fig. 74)
S. sibirica var. *alba* $2n=12(2b)=8L+2S^s+2S$

These plants have twelve somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have submedian constrictions and two pairs of short chromosomes have subterminal ones. One pair of short chromosomes



Figs. 74–85. Karyotypes in *Scilla*. 74, *Scilla sibirica* 2n=12 (2b). 75, *S. lingulata* 2n=16 (2b). 76, *S. campanulata* 2n=16 (2b). 77, *S. nutans* 2n=16 (2b). 78, *S. bifolia* 2n=18 (2b). 79, *S. hyacinthoides* 2n=20 (2b). 80, *S. japonica* 2n=18 (2b). 81, *S. japonica* 2n=26 (3b). 82, *S. japonica* 2n=34 (4b). 83, *S. japonica* 2n=35 (4b). 84, *S. pratensis* 2n=26 (2b). 85, *S. autumnalis* 2n=29 (4b+1). ×1900.

with an extremely subterminal constriction is a SAT-chromosome in which a nucleolus condenses at the primary constriction (cf. SATÔ 1941).

The same chromosome number was reported by HEITZ (1926), BELLING (1926) and the present writer (1935, 1936, 1942) in this species.

Scilla campanulata 2n=16(2b)=2L+8M+2M^s+4S (Fig. 76)

The chromosome complement of this species is as follows; one pair of long chromosomes with submedian constriction, five pairs of medium chromosomes with submedian or subterminal constrictions and two pairs of short chromosomes with subterminal ones. One pair of medium chromosomes has a secondary constriction at the proximal arm and another pair of nucleolar chromosomes could not be observed, though four nucleoli were detected in the telophase.

This count of chromosomes is in line with the results obtained by HEITZ (1926), SATÔ (1935) and others.

Scilla nutans 2n=16(2b)=2L+6M+2M^s+6S (Fig. 77)

This species has sixteen somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has a submedian constriction, four pairs of medium chromosomes have submedian or subterminal constrictions and three pairs of short chromosomes have subterminal ones. One pair of medium chromosomes is SAT-chromosome of which a primary constriction coincides with a secondary constriction. In spite of the presence of four nucleoli in the telophase another pair of nucleolar chromosomes could not be determined.

The same chromosome number was reported by DARLINGTON (1926) and SATÔ (1935).

Scilla lingulata 2n=16(2b)=2L+6M+2M^s+6S (Fig. 75)

This species has a similar karyotype to that of *nutans* and one pair of SAT-chromosomes with subterminal constrictions has a secondary constriction at the proximal arm.

Scilla peruviana 2n=16(2b)=2L+8M+4S+2S^t (Fig. 86)
S. peruviana var. *alba* 2n=16(2b)=2L+8M+4S+2S^t

These plants have a characteristic karyotype, that is, one pair of long chromosomes with median constrictions, four pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions, two pairs of short chromosomes with median constrictions and one pair of short chromosomes with satellites. This SAT-chromosome is terminally attached. The karyotypes of this species, *S. permixta* and *ughii* seem to be homologous, judging from both chromosomal and external morphology. By the comparison of karyotypes with eight chromosomes as a basis, we may imagine the phy-

logenetic shortening of chromosomes as follows; *S. campanulata*→*S. nutans*→*S. lingulata*→*S. peruviana*.

The same chromosome number was reported by HEITZ (1926) and SATÔ (1934, 1935).

Scilla bifolia $2n=18(2b)=2L+6M+2M^t+8S$ (Fig. 78)

This species has eighteen somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has submedian constriction and four pairs of medium chromosomes have submedian or subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes except one pair with terminal constriction have submedian constrictions. One pair of medium chromosomes each has a satellite at the proximal end. The presence of one pair of short chromosome with terminal constrictions suggests that this karyotype has derived from the karyotype with eight chromosomes as a basis.

The present result does not accord with that of MÜLLER (1912) who reported $2n=20$ in this species.

Scilla hyacinthoides $2n=20(2b)=2L+2M+2S^t+14S$ (Fig. 79)

The somatic complement of this species consists of one pair of long chromosomes with median constrictions, one pair of medium chromosomes with submedian constrictions and eight pairs of short chromosomes with subterminal or submedian constrictions. One pair of long chromosomes has a secondary constriction and one pair of short chromosomes has a satellite at the proximal end. The secondary constriction of the former pair perhaps has no relation to the nucleolus condensation, because only two nucleoli were clearly observed in the telophase. The karyotype of this species seems to be derived from other karyotype, perhaps from a sixteen-chromosome type by karyotype alterations such as fragmentation, duplication and deletion, but there is not such convincing evidence for these karyotype alterations except the presence of many short chromosomes.

MCKENNEY (1898) reported that *S. hyacinthoides* var. *coerulea* had eight chromosomes in the haploid number, but twenty chromosomes (2n) was clearly observed in this species.

Scilla chinensis(1) $2n=18(2b)=2M^s+8M+8S$ (Fig. 80)
S. chinensis $2n=26(3b)=1L+2M^s+9M+14S$ (Fig. 81)
S. chinensis $2n=34(4b)=2L+2M^s+10M+20S$ (Fig. 82)
S. chinensis $2n=35(4b)=1L+4M^s+12M+18S$ (Fig. 83)

In *S. chinensis* the writer (1940) found only two nucleoli at telophase in polyploid series with the following combinations of basikaryotypes, i.e., $18(K=B_2B_2)$, $26(K=B_1B_2B_2)$ and $34(K=B_1B_1B_2B_2)$, where K denotes karyotype, B_1 basikaryotype with 8 chromosomes and B_2 basikaryotype with 9 chromosomes. This fact was explained by the presence of two

(1) *Scilla chinensis* BENTHAM (*Scilla japonica* BAKER non THUNBERG).

SAT-chromosomes derived from B_2 and of no nucleolar chromosomes from B_1. This SAT-chromosomes of B_2 has a secondary constriction which coincides with the primary constriction. One long chromosome with median constriction is derived from B_1 and suggests fusion or translocation of the two chromosomes of B_2. While four nucleoli and four corresponding SAT-chromosomes were found in a plant with thirty-five chromosomes ($K=B_1B_2B_2B_2$) containing one SAT-chromosomes with a secondary constriction at the distal end besides three characteristic SAT-chromosomes of B_2. This newly found SAT-chromosome seems to be rather derived from a karyotype alteration such as translocation than directly from B_1. The karyotype analysis of these types suggested that these polyploid series had various combinations of the basikaryotypes of B_1 and B_2, but each B_1 or B_2 included in these polyploids as not always perfectly homologous, and also B_1 and B_2 were partially homologous. These inferences were verified by the basikaryotype analysis, that is, by analyzing the chromosome behaviour in meiosis.

The present finding explained clearly the results of MORINAGA (1932) in this species (2n=26, 34–36, 42–44), i.e., 2n=26, $K=B_1B_2B_2$, 2n=35, $K=B_1B_2B_2B_2$, 2n=43, $K=B_1B_1B_2B_2B_2$. OKABE (1939) reported that *S. chinensis* had eighteen chromosomes in diploid number (2n=18, $K=B_2B_2$) and MORINAGA (unpublished) found that *S. chinensis* from Suigen, Korea had sixteen chromosomes (2n=16, $K=B_1B_1$) including one pair of long chromosomes with median constrictions (L).

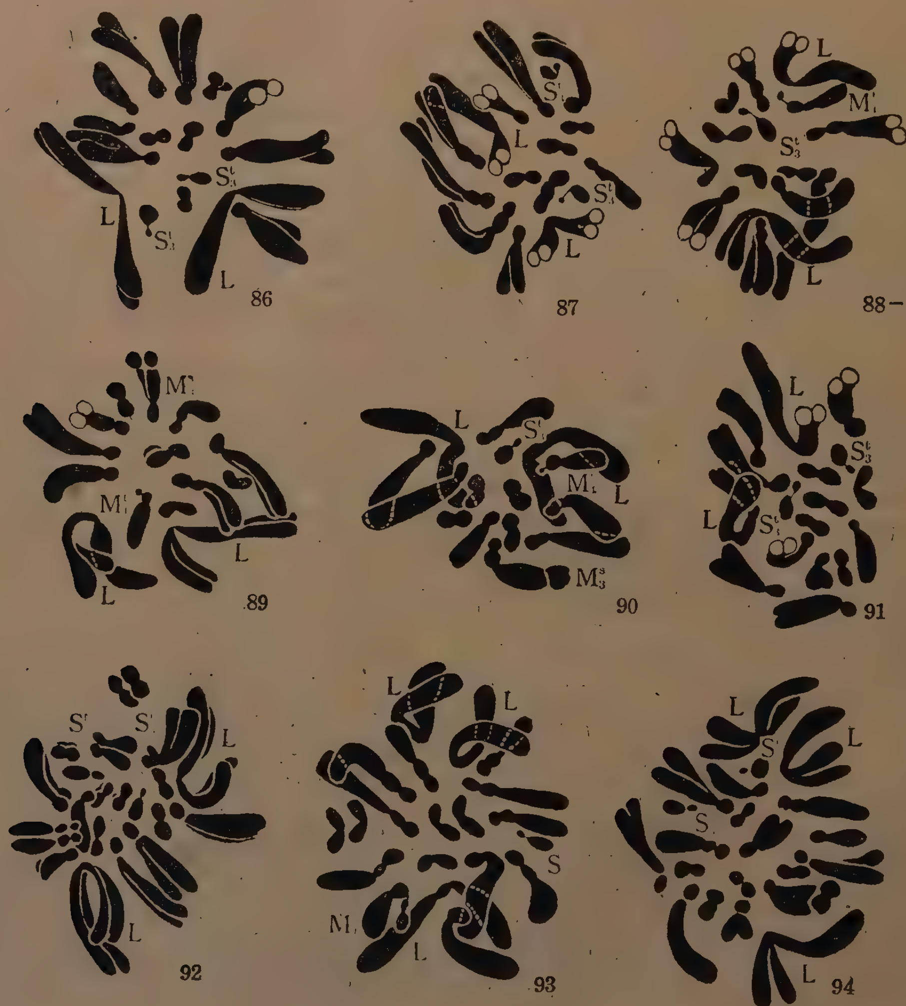
Scilla pratensis $2n=26(2b)=2L+2M+2S^t+20S$ (Fig. 84)

The chromosome complement of this species consists of one pair of long chromosomes with subterminal constriction, one pair of medium chromosomes with submedian constrictions and eleven pairs of short chromosomes with submedian or subterminal constrictions. One pair of short chromosomes has a satellite at the proximal end. This karyotype is very particular in having thirteen as a basis. The comparison of the karyotypes with various basic numbers (b=6, 8, 9, 10, 13) suggests that the short chromosomes increase as the basic number increases, and fragmentation, duplication and deletion of the chromosomes are common phenomena of frequent occurrence even in the natural conditions.

Scilla autumnalis $2n=29(4b+1)=1L+3S^s+1S^t+24S$ (Fig. 85)

This species has twenty-nine somatic chromosomes of which one long chromosome has a submedian constriction and fourteen remaining short pairs have subterminal or submedian constrictions. Three short chromosomes with subterminal constrictions have secondary constrictions at the distal arms and one short chromosome has a satellite at the distal arm. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were clearly

observed in the telophase. This karyotype indicates a tetraploid nature and suggests the presence of an extra long chromosome (L). This condition was verified by the basikaryotype analysis or by analying the chromosome behaviour in meiosis of the pollen mother cells in this species.



Figs. 86–94. Karyotypes in *Scilla*.. 86, *Scilla peruviana* 2n=16 (2b). 87, *S. permixta* I type 2n=16 (2b). 88, *S. permixta* II type 2n=15 (2b-1). 89, *S. permixta* III type 2n=14 (2b). 90, *S. ughii* I type 2n=15. 91, *S. ughii* II type 2n=17. 92, *S. ughii* III type 2n=19. 93, *S. ughii* IV type 2n=20. 94, *S. ughii* V type 2n=22. ×1900.

HEITZ (1926) reported that this species had 24–28 in diploid number, but this does not accord with the present case.

Scilla permixta I type 2n=16(2b)=2L+8M+4S+2S^t (Fig. 87)
S. permixta II type 2n=15(2b-1)=2L+7M+1M^t+4S+1S^t (Fig. 88)
S. permixta III type 2n=14(2b)=2L+6M+1M^s+1M^t+4S (Fig. 89)

Three different forms in this species are designated as I type (2n=16), II type (2n=15) and III type (2n=14) respectively. The I type has a similar karyotype to that of *S. peruviana* (2n=16) i.e., one pair of long chromosomes with median constriction, four pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions, two pairs of short chromosomes with median constrictions and one pair of short chromosomes with a terminally attached satellite (S_3^t). The II type has fifteen chromosomes on account of elimination of one short SAT-chromosome, and one medium chromosome has a satellite at the proximal end (M_4^t). The III type has fourteen chromosomes on account of elimination of two short SAT-chromosomes, and two other SAT-chromosomes can be observed, namely, one medium chromosome with a secondary constriction at the distal arm (M_3^s) and one medium chromosome with a satellite at the proximal end (M_4^t). The relation between nucleoli and SAT-chromosomes was reported by the present writer (1936) in this species. The secondarily constricted segment of a medium chromosome (M_3^s) of the III type seems to be a short chromosome (S_3) and the origin of this SAT-chromosome seems to be due to translocation of a short chromosome (S_3^t) to the distal end of a medium chromosome (M_3). These karyotypes clearly indicate the process of changes of the basic number of chromosomes or basis from eight to seven.

S. ughii I type 2n=15=2L+6M+1M_3^s+1M_4^t+4S+1S_3^t (Fig. 90)
S. ughii II type 2n=17=2L+8M+5S+2S_3^t (Fig. 91)
S. ughii III type 2n=19=2L+9M+6S+2S_3^t (Fig. 92)
S. ughii IV type 2n=20=3L+10M+1M_4^s+5S+1S_3^t (Fig. 93)
S. ughii V type 2n=22=3L+11M+6S+2S_3^t (Fig. 94)

These plants seem to be offsprings of hybrid or triploid forms and these chromosomes seem to be homologous to those of *S. peruviana* and *permixta*. The I type has fifteen chromosomes including three SAT-chromosomes, that is, one medium chromosome with a secondary constriction at the distal arm (M_3^s), one medium chromosome with a satellite at the proximal end (M_4^t) and one short chromosome with a satellite (S_3^t). The II type has seventeen somatic chromosomes including two short SAT-chromosomes each with a satellite (S_3^t). The III type has nineteen somatic chromosomes including two short SAT-chromosomes (S_3^t). The IV type has twenty somatic chromosomes including two SAT-chromosomes i.e., one medium chromosome with two secondary constrictions at the proximal arm (M_4^s) which suggests the fusion of short chromosome (S_3^t) and medium chromosome (M_4) and one short SAT-chromosome (S_3^t). The V type has twenty-two somatic chromosomes including two short SAT-chro-



Figs. 95–105. Karyotypes in Scilleae. 95, *Eucomis punctata* 2n=60 (4b). 96, *Camassia esculenta* 2n=30 (2b). 97, *Ornithogalum graminifolium* 2n=10 (2b). 98, *O. caudatum* 2n=54 (6b). 99, *O. ractium* 2n=32. 100, *O. umbellatum* 2n=27 (3b). 101, *O. arabicum* 2n=50. 102, *Albuca Nelsonii* 2n=18 (2b). 103, *Urginea scilla* 2n=40 (4b). 104, *Chionodoxa Luciliae* 2n=20 (2b). 105, *Drimiopsis maculata* 2n=64 (8b). ×1900.

mosomes (S_s^t). Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were clearly found in the telophase of the II–V types, but three nucleoli were observed in the case of the I type with three SAT-chromosomes.

In spite of many results in *Scilla* reported by MÜLLER (1912), HEITZ (1926), BELLING (1926), DARLINGTON (1926), DARK (1934) and HOARSE (1934), heteroploid plants in one and the same species were not found except that of RAGHAVAN and VENKATASUBBAN (1939) in *Scilla indica* (2n=44, 46, 46).

Camassia esculenta $2n=30(2b)=4L+2S^s+24S$ (Fig. 96)

This species has thirty somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and thirteen remaining pairs of short chromosomes have submedian or subterminal ones. One pair of short chromosomes each has a secondary constriction at the proximal arm.

The same chromosome number was given by GREEVES (1930) in this and another species.

Ornithogalum graminifolium $2n=10(2b)=2L^t+4L+4S$ (Fig. 97)

This species has ten somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have extremely subterminal or terminal constrictions and two pairs of short chromosomes have submedian constrictions. One pair of long chromosomes terminally attached has a satellite at the proximal end.

HEITZ (1926) reported that *O. libanoticum* had ten somatic chromosomes and the same number had not yet been described in the other species.

Ornithogalum umbellatum $2n=27(3b)=12L+3L^t+12S$ (Fig. 100)

This species seems to be triploid and has twenty-seven somatic chromosomes of which twelve long chromosomes have submedian constrictions, three long chromosomes have subterminal constrictions and twelve short chromosomes have submedian or subterminal constrictions. Three long chromosomes with subterminal constrictions each have a satellite at the proximal end.

The same chromosome number was reported by SPRUMONT (1928) and NAKAJIMA (1936). MATSUURA and SUTÔ (1935) described fifty-four chromosomes in somatic number which was in accord with that of *O. caudatum* (Fig. 98) in both number and type of the chromosomes. SPRUMONT (1928) also reported another form of this species (2n=45).

Ornithogalum ractium $2n=32(2b)=10L+2L^s+4M+16S$ (Fig. 99)

This species has thirty-two somatic chromosomes of which six pairs of long chromosomes except one pair with submedian constrictions have

subterminal constrictions, two pairs of medium chromosomes have also subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes have median constrictions. One pair of long chromosomes has a secondary constriction at the proximal arm. This species seems to be a secondary polyploid, judging from this karyotype.

The present finding is in accord with that of NAKAJIMA (1936).

Ornithogalum arabicum 2n=50 (Fig. 101)

This species has fifty somatic chromosomes and seems to be a secondary polyploid. This result is equal to that of NAKAJIMA (1936), but is not in accord with that of HEITZ (1926) in this species (2n=36 −38).

Ornithogalum caudatum 2n=54(6b)=18L+36S (Fig. 98)

The chromosome complement consists of nine pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and eighteen pairs of short chromosomes with subterminal or submedian constriction. This karyotype indicates a hexaploid nature, but only three nucleoli were found in the telophase and moreover no SAT-chromosomes could be observed.

The same chromosome number was reported by NAKAJIMA (1936), but it was not in accord with HEITZ's (1926) result (2n=32–(36))

In *Ornithogalum* various basic numbers such as b=5, 6, 7, 8 and 9 were reported in different forms. The relation between these numbers was not yet easily explained on account of the occurrence of various karyotypes.

Drimiopsis maculatus 2n=64(8b)=24L+8S^t+32S (Fig. 105)

This species has sixty-four somatic chromosomes of which twelve pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and twenty pairs of short chromosomes have median or subterminal ones. Four pairs of short chromosomes have satellites at the proximal ends. This karyotype suggests an octoploid nature and corresponds to the presence of eight nucleoli.

This chromosome count is in accord with that of BARANOW (1926) in this species and *D. botryoides* (n=40) reported by MATSUURA and SUTÔ (1935) seems to be decaploid.

Albuca Nelsonii 2n=18(2b)=2L^t+4L+12S (Fig. 102)

The chromosome complement consists of three pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and six pairs of short chromosomes with submedian or extremely subterminal constrictions. One pair of long chromosomes has satellite at the proximal end. Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were clearly observed in the telophase. This karyotype is similar to that of *Ornithogalum caudatum* (2n=54).

According to the present finding *Albuca fastigiata* (2n=54) reported by MÜLLER (1912) seems to be hexaploid.

Urginea scilla $2n=40(4b)=8L+4S^{s}+28S$ (Fig. 103)

This species has forty somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and most of remaining pairs of short chromosomes have also subterminal constrictions. Two pairs of short chromosomes have median constriction which is lengthened as if this is a secondary constriction. This SAT-chromosome is either important element of further karyotype alteration or trace of the result of previous one. RAGHAVAN and VENKATASUBBAN (1940) found the characteristic chromosomes and fragments in *Urginea indica* (2n=20), i.e., chromosomes with secondary constriction at the distal arm and terminally attached chromosomes with a satellite at the proximal end. The fragments were possibly formed by fragmentation of long chromosomes and these characteristic chromosomes remained almost unaffected. While the present material has no such characteristic chromosomes and fragments, and it is suggested that this SAT-chromosomes may undergo fragmentation and form two fragments, or contrarily, this SAT-chromosome is derived from translocation or fusion of the chromosome with a secondary constriction and fragment.

RAGHAVAN and VENKATASUBBAN (1940) reported diploid and triploid plants in *U. indica* (2n=20, 30) and HEITZ (1926) described diploid and tetraploid plants in *U. maritima* (2n=20, 40).

Lachenalia unicolor $2n=16(2b)=2L^{t}+2L+12S$ (Fig. 108)
L. orchioides $2n=16(2b)=2L^{t}+2L+12S$ (Fig. 107)
L. pallida $2n=16(2b)=2L^{t}+2L+12S$ (Fig. 106)
L. pastulata $2n=32(4b)=3L^{t}+5L+24S$ (Fig. 109)

L. unicolor, orchioides and *pallida* have sixteen somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and six pairs of short chromosomes have submedian or median constrictions. One pair of the longest chromosomes has a satellite at the proximal end. *L. pallida* has heteromorphic SAT-chromosomes with long and short stalks and large and small nucleoli at telophase. *L. pastulata* has thirty-two somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and twelve pairs of short chromosomes have submedian or median constrictions. Three long chromosomes have satellites at the proximal ends. The elimination of a satellite in one long chromosome is clearly observed in this species which also indicates only three nucleoli in the telophase.

MOFFETT (1936) investigated many species in this genus and reported that haploid numbers were 7, 8, 11, 13, 14 and 21.



Figs. 106–120. Karyotypes in Scilleae. 106, *Lachenalia pallida* 2n=16 (2b). 107, *L. orchidoides* 2n=16 (2b). 108, *L. unicolor* 2n=16 (2b). 109, *L. pastulata* 2n=32 (4b). 110, *Veltheimia glauca* 2n=40 (4b). 111, *Velthei-*

Chionodoxa Luciliae $2n=20(2b)=6L+2M+2M^t+10S$ (Fig. 104)

The chromosome complement consists of three pairs of long chromosomes with submedian constrictions, two pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions and five pairs of short chromosomes with submedian or subterminal constrictions. One pair of medium chromosomes with an extremely subterminal constriction has a satellite at the proximal end.

MÜLLER (1912) reported that this species had eighteen instead of twenty chromosomes.

Veltheimia glauca $2n=40(4b)=8L+32S$ (Fig. 110)
($2n=80(8b)=16L+64S$) (Fig. 111)

This species has forty somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have submedian constrictions and sixteen pairs of short chromosomes have median or subterminal constrictions. The nucleolar chromosomes were of terminal type (cf. COLEMAN 1940) and could not be determined. The somatic doubling of chromosomes was also observed.

This chromosome number is in accord with those obtained by TAYLOR (1925) and COLEMAN (1940) in *V. viridifolia*. MÜLLER (1912) reported that *V.* sp. was diploid and had twenty somatic chromosomes.

Bellevalia romana $2n=8(2b)=2L^t+2L+2S+2S^t$ (Fig. 112)
B. Hackeli $2n=8(2b)=2L^t+2L+2S+2S^t$

The chromosome complement consists of two pairs of long chromosomes with median and submedian constrictions and two pairs of short chromosomes with subterminal constrictions. One pair of long chromosomes with median constriction has a satellite at the proximal end and one pair of short chromosomes has also a satellite at the distal end. This karyotype is clearly different from that of *Hyacinthus* "La Victor" ($2n=16$).

The same chromosome number was reported by DELAUNAY (1926), DARLINGTON (1926), DARK (1934) and MARQUARDT (1937) in the former species and by DELAUNAY (1922, 1923, 1926), DE MOL (1926) and LEWITSKY (1931) in other species and a tetraploid plant ($2n=16$) was reported by DELAUNAY (1926) in *B. acutifolia* besides diploids. LEWITSKY and TRON (1930) and LEWITSKY (1931) reported that *B. azurea* had eighteen in diploid number.

---

mia glauca $2n=80$ (Somatic doubling). 112, *Bellevalia romana* $2n=8$ (2b). 113, *Hyacinthus* "La Victor" $2n=16$ (2b). 114, 115, *Muscari comosum* $2n=18$ (2b). Notice the difference of one L_2 chromosome. 116, *M. plumosum* $2n=18$ (2b). 117, *M. pendulatum* $2n=36$ (4b). 118, *M. neglectum* $2n=54$ (6b). 119, *M. botryoides coerulea* $2n=63$ (7b). 120, *M. armeriacum* $2n=36$ (4b). ×1900.

Hyacinthus "La Victor" $2n=16(2b)=6L+2L^s+4M+4S$ (Fig. 113)

This species has sixteen somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have submedian constrictions, two pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and two pairs of short chromosomes also subterminal constrictions. One pair of long chromosomes is SAT-chromosome and has secondary constriction at the diatal arm.

Diploid plants in *H. orientalis* were reported by NEMEC (1898), MÜLLER (1912), DE MOL (1921, 1923, 1928), BELLING (1925), HEITZ (1926), DARLINGTON (1926), STOW (1930), STONE and MATHER (1932) and MATSUURA and SUTÔ (1935), and triploid plants were described by DE MOL (1923, 1928), BELLING (1925) and DARLINGTON (1926). DE MOL (1923, 1928) observed both tetraploids and hexaploids and BELLING (1925) also found hexaploids. HEITZ (1926) reported that *H. amethystinus* had twenty-four chromosomes in somatic number.

Muscari comosum $2n=18(2b)=4L+6M+2S^s+6S$ (Fig. 114, 115)
M. plumosum $2n=18(2b)=4L+6M+2S^t+6S$ (Fig. 116)
M. pendulatum $2n=36(4b)=4L+4L^t+12M+16S$ (Fig. 117)
M. armeriacum $2n=36(4b)=6L+2L^t+12M+1S^t+15S$ (Fig. 120)
M. neglectum $2n=54(6b)=12L+18M+24S$ (Fig. 118)
M. botryoides var. *coerulea* $2n=63(7b)=14L+21M+28S$ (Fig. 119)

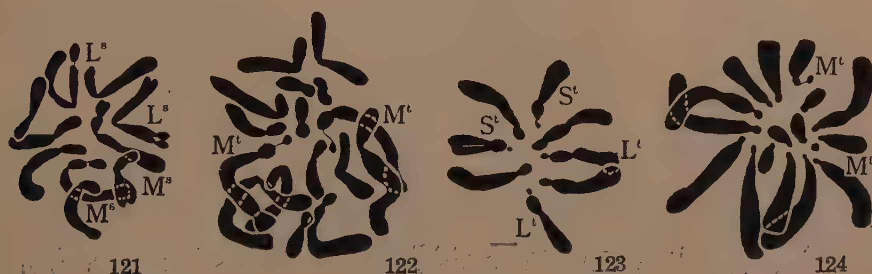
M. comosum and *plumosum* have eighteen somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have subterminal constrictions, three pairs of medium chromosomes have submedian constrictions and four pairs of short chromosomes have median constrictions. One pair of short chromosomes is SAT-chromosome with a satellite. One plant of *M. comosum* showed one particular chromosome with a median constriction (Fig. 114, L_2) which suggested inversion of one long chromosome. *M. pendulatum* is tetraploid and had thirty-six somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes were SAT-chromosomes with satellites at the proximal ends. *M. armeriacum* is also tetraploid and has a similar karyotype. One pair of long chromosomes with a satellite at the proximal end and only one short chromosome with a satellite are clearly observed and three corresponding nucleoli are found in the telophase. This karyotype consists of both basikaryotypes with long SAT-chromosomes such as that of *M. pendulatum* and basikaryotypes with short SAT-chromosomes such as that of *M. comosum* and suggests a hybrid origin in this species.

M. neglectum is hexaploid and has fifty-four chromosomes and *M. botryoides* var. *coerulea* is septaploid and has sixty-three somatic chromosomes.

Diploid species in this genus were reported by DELAUNAY (1915, 1926), LEWITSKY and TRON (1930), LEWITSKY (1931) and WUNDERLICH (1936, 1937), tetraploid species by MÜLLER (1912), DELAUNAY (1926) and GREEVES (1930), pentaploids by DELAUNAY (1936) and hexaploids by WUNDERLICH (1936, 1937). Heteroploids were found by DELAUNAY (1926) in *M. polyanthum* (2n=18, 20) and *tenuifolium* (2n=18, 20) and by MATSUURA and SUTÔ (1935) in *M. botryoides* (n=24).

Puschkinia libanotica $2n=10(2b)=2L^s+2M^s+2M+4S$ (Fig. 121)
P. scilloides $2n=16(2b)=2L+2M^t+6M+6S$ (Fig. 122)

P. libanotica has ten somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes has median constrictions, two pairs of medium chromosomes and two pairs of short chromosomes have subterminal constrictions. One pair of long chromosomes has a secondary constriction at the distal arm and one pair of medium chromosomes has also a secondary constriction at the proximal arm and these four SAT-chromosomes correspond to four



Figs. 121–124. Karyotypes in Scilleae. 121, *Puschkinia libanotica* 2n=10 (2b). 122, *P. scilloides* 2n=16 (2b). 123, *Dipcadi serotinum* 2n=8 (2b). 124, *Galtonia candicans* 2n=16 (2b). ×1900.

nucleoli in the telophase. *P. scilloides* has sixteen somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes have subterminal constrictions, four pairs of medium chromosomes except one pair with median constrictions have subterminal constrictions and three pairs of short chromosomes have submedian or subterminal constrictions. The largest pair among medium chromosomes have satellites at the proximal ends. The karyotype of this species is similar to that of *Scilla* and clearly different from that of *P. libanotica*.

GREEVES (1930) reported that *P. scilloides* had ten somatic chromosomes, while *P. libanotica* had thirteen somatic chromosomes. The latter species seems to be a hybrid between the ten-chromosome type and the sixteen-chromosome type, judging from the present karyotype analysis in this genus.

Dipcadi serotinum $2n=8(2b)=4L+2L^t+2S^t$ (Fig. 123)

This species has eight somatic chromosomes having subterminal constrictions. One pair of long chromosomes and one pair of short chromosomes had satellites at the proximal ends respectively. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were observed in the telophase.

Galtonia candicans $2n=16(2b)=8L+2M+2M^t+4S$ (Fig. 124)

This species has sixteen somatic chromosomes of which four pairs of long, two pairs of medium and two pairs of short chromosomes have subterminal constrictions respectively. One pair of medium chromosomes have satellites at the proximal ends.

The same chromosome number was reported by STRASBURGER (1904, 1905), MIYAKE (1905), DIGBY (1910), MÜLLER (1912), SUSSENGUTH (1921), NEWTON (1926), S. NAWASHIN (1927), KACHIDZE (1929), LEWITSKY (1931), SMITH (1933) and others. STRASBURGER (1905) described a triploid form in this species (n=12).

Bowieae

Bowiea volubilis $2n=21=2L^t+4L+15S$ (Fig. 125)

This species has twenty-one somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have extremely subterminal constrictions and remaining short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. One pair of long chromosomes are each a SAT-chromosome with a satellite at the proximal end. Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were found in the telophase. Based upon the present analysis this species seems to have a diploid nature and derived from other types by elimination or duplication of one short chromosome.

Colchicum sibthropii $2n=36=4L+32S$ (Fig. 126)
C. fimbriacum $2n=36=4L+32S$ (Fig. 127)
C. autumnale $2n=38=4L+2S^t+32S$ (Fig. 128)
C. variegatum $2n=44=4L+4M^s+32S$ (Fig. 129)

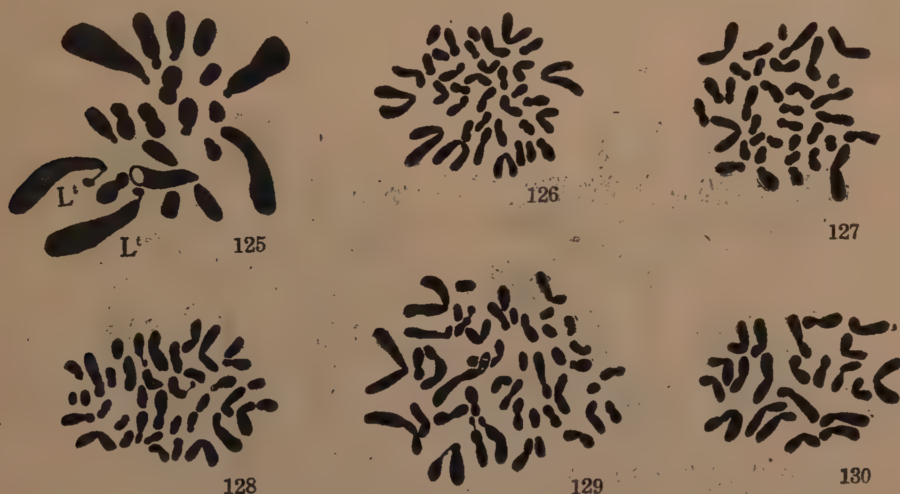
C. subthropii and *fimbriacum* have thirty-six somatic chromosomes and *C. autumnale* has thirty-eight somatic chromosomes of which one pair of short chromosomes have each a satellite. *C. variegatum* has forty-four somatic chromosomes of which two pairs of medium chromosomes have each a secondary constriction at the proximal arm.

NEWTON gives n=21 for two species, *C. autumnale* and *Parkinsinii*. The chromosome numbers reported by LEVAN (1940) in ten species (2n=36, 38, 40, 42, 44, 54) are in accord with the present finding.

Tecophilaceae

Cyanastrum cordifolium 2n=22 (2b) (Fig. 130)

This species has twenty-two somatic chromosomes most of which have submedian constrictions and SAT-chromosomes could not be distinguished in spite of the existence of two nucleoli in the telophase.



Figs. 125–130. Karyotypes in Bowieae, Colchiceae and Tecophilaceae. 125, *Bowiea volubilis* 2n=21. 126, *Colchicum sibthropii* 2n=36. 127, *C. fimbriacum* 2n=36. 128, *C. autumnale* 2n=38. 129, *C. variegatum* 2n=44. 130. *Cyanastrum cordifolium* 2n=22 (2b). ×2300.

Trilliaceae

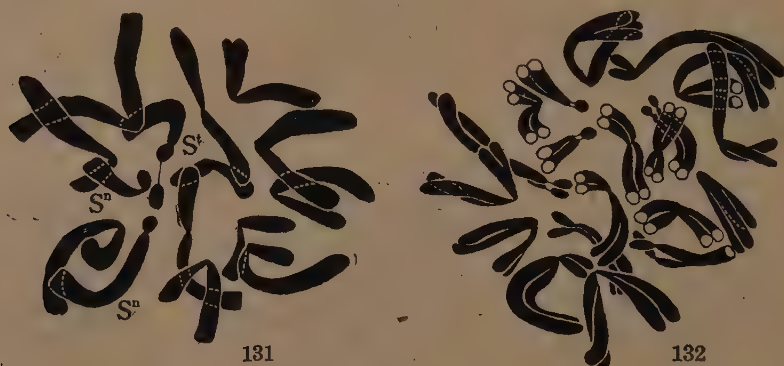
Trillium smalli 2n=20(4b)=8L+4M+8S (Fig. 132)

This species is tetraploid and has twenty somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have median constrictions. two pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions, two pairs of short chromosomes also have subterminal constrictions and two pairs of short chromosomes have submedian constrictions.

This chromosome count is in accord with those of GOTOH and STOW (1930), GOTOH (1933), HAGA (1934) and STOW (1935) in this species. Diploid plants in this genus were reported by GOTOH and STOW (1930), GOTOH (1933), HAGA (1934, 1937), MATSUURA (1934, 1935), STOW (1935), HUSKINS and SMITH (1935), SMITH (1935), SAX and SAX (1935), WARMKE and JOHANSEN (1935), WARMKE (1937) and RESENDE (1937). Triploid plant was found by HAGA (1935) in *T. yezoense*. Tetraploid plants were described by GOTOH and STOW (1930), GOTOH (1933), HAGA (1934) and STOW (1935) in *T. smalli* and *Tschonoskii*.

Paris hexaphylla $2n=15(3b)=6L+3M+1S^t+2S^n+3S$ (Fig. 131)

This species has fifteen somatic chromosomes of which six long chromosomes have median constrictions, three medium chromosomes have subterminal constrictions, three short chromosomes have extremely subterminal constrictions and three short chromosomes have submedian constrictions. This species is triploid and has three nucleoli at telophase, but only one short chromosome has a satellite at the proximal arm and two other nucleolar chromosomes are of terminal type (cf. HAGA 1940, SATÔ 1941).



Figs. 131–132. Karyotypes in Trilliaceae. 131, *Paris hexaphylla* $2n=15$ (3b). Notice the heteromorphic nucleolar chromosomes. 132, *Trillium smalli* $2n=20$ (4b). ×1600.

The same chromosome number was reported by GOTOH and STOW (1930), GOTOH (1933), HAGA (1934) and STOW (1935) in this species ($2n=10$, 15) containing a diploid form. Diploid plants in this genus were described by LACOUR (in DARLINGTON 1937) and GEITLER (1937) besides these investigators mentioned above.

Smilacaceae

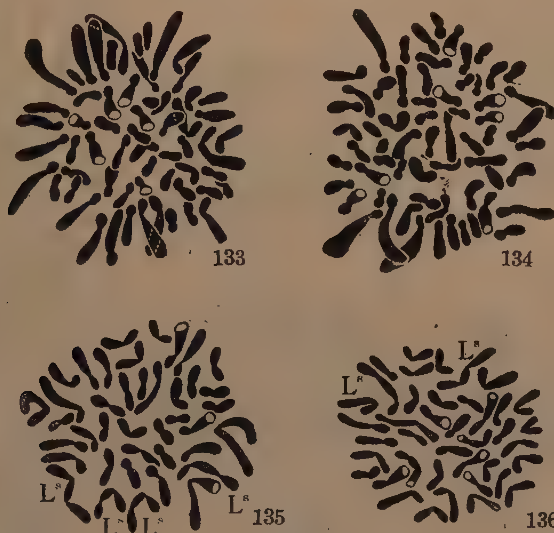
Smilax China $2n=60(4b)=28L+32S$ (Fig. 133)

This species has sixty somatic chromosomes of which fourteen pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and sixteen pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. Four nucleoli were observed in the telophase, but corresponding nucleolar chromosomes could not be determined.

The present finding is in accord with the result of NAKAJIMA (1937) in this species. JENSEN (1937) reported other basic number in *S. glauca* ($n=14$) and *rotundifolia* ($n=16$) and NAKAJIMA (1937) also observed different basic numbers in *S. hederacea* var. *nipponica* ($n=15$) and *S. Oldhanii* ($n=16$).

Heterosmilax japonica 2n=62(4b+2)=20L+38S+4S[t] (Fig. 134)

This species has sixty-two somatic chromosomes of which ten pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and twenty-one pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. Four short chromosomes have satellites at the proximal ends and four corresponding nucleoli were found in the telophase. This karyotype suggests tetraploid nature and is similar to that of *Smilax*.



Figs. 133–136. Karyotypes in Smilacaceae and Ruscaceae. 133, *Smilax China* 2n=60 (4b). 134, *Heterosmilax japonica* 2n=62 (4b+2). 135, *Ruscus aculeatus* 2n=40 (4b). 136, *Danae racemosa* 2n=40 (4b). ×1900.

Ruscaceae

Danae racemosa 2n=40(4b)=4L[s]+8L+28S (Fig. 136)

The chromosome complement consists of six pairs of long chromosomes with submedian constrictions and fourteen pairs of short chromosomes with submedian constrictions. Two pairs of long chromosomes have secondary constrictions at the distal arms. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were clearly observed in the telophase. This karyotype seems to be homologous to that of *Ruscus* and is similar to those of *Asparagus* which grouped by ENGLER together with *Danae* and *Ruscus* in Asparageae, though the chromosomes of these species are larger than those of *Asparagus*.

Ruscus aculeatus 2n=40(4b)=4L[s]+8L+28S (Fig. 135)

This karyotype seems to be homologous to that of *Danae*.



Figs. 137–150. Karyotypes in Agapantheae and Allieae. 137, *Agapanthus umbellatus* 2n=30 (2b). 138, *Tulbaghia aloides* 2n=12 (2b). 139, *Bloomeria aurea* 2n=18 (2b). 140, *Allium obligonum* 2n=16 (2b). 141, *A. condensatum* 2n=17 (2b+1). 142, *A. Victorialis* subsp. *platyphyllum* 2n=32 (4b). 143,

Alstroemeriales, Alstroemeriaceae

Alstroemeria (b=8) and *Bomalia* (b=9) belong to this family and the karyotypes were reported in the previous paper (cf. SATÔ 1938).

Amaryllidales, Amaryllidaceae

Agapantheae

Agapanthus umbellatus $2n=30(2b)=12L+2S^{t}+16S$ (Fig. 137)

This species has thirty somatic chromosomes of which six pairs of long chromosomes have median constrictions and nine remaining pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. One pair of short chromosomes with subterminal constrictions have satellites at the proximal ends. This karyotype is similar to that of *Allium.*

The present finding is in agreement with the results reported by BELLING (1928), DARLINGTON (1933), GEITLER (1933) and MATSUURA and SUTÔ (1935) in this species and also in *A. excelsa* (MATSUURA and SUTÔ 1935).

Tulbaghia aloides $2n=12(2b)=8L+2S^{s}+2S$ (Fig. 138)

This species has twelve somatic chromosomes of which four pairs of long chromosomes have submedian constrictions and two pairs of short chromosomes have subterminal constrictions. One pair of short chromosomes have secondary constrictions at the longer arms. This karyotype is clearly different from that of *Agapanthus.*

Allieae

Bloomeria aurea $2n=18(2b)=2L^{t}+4L+2M^{t}+4M+6S$ (Fig. 139)

The chromosome complement consists of three pairs of long chromosomes with subterminal constrictions, three pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions and three pairs of short chromosomes with median constrictions. One pair of long chromosomes have satellites at the proximal ends and one pair of medium chromosomes have also satellites at the proximal ends. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosome were found in the telophase.

Allium obligonum $2n=16(2b)=12L+2M+2S^{t}$ Fig. 140)
A. condensatum $2n=17(2b+1)=11L+2M+2S^{t}+2S$ (Fig. 141)

A. obligonum has sixteen somatic chromosomes of which six pairs of long chromosomes have median constrictions, one pair of medium chromosomes have submedian constrictions and one pair of short chromo-

---

A. Moly 2n=14 (2b). 144, *Caloscordum neriniflorum* 2n=16 (2b). 145, *C. neriniflorum* 2n=17 (2b+1). 146, *Milla biflora* 2n=39 (3b). 147, *Nothoscordum fragrans* 2n=19. 148, *Brodiaea uniflora* 2n=12 (2b). 149, *B. laxa* 2n=28 (4b). 150, *B. grandiflora* 2n=42 (7b). ×1600.

somes have subterminal constrictions. One pair of short chromosomes are SAT-chromosomes with satellites at the proximal arms.

A. condensatum has seventeen somatic chromosomes two of which have each a terminal constriction and seem to be derived from fragmentation of the long chromosome at the kinetochore. Terminal kinetochores of the two short chromosomes appear to originate from the fragmentation of one kinetochore of one long chromosome (cf. SATÔ 1942).

Allium Moly 2n=14(2b) (Fig. 143)

This species has fourteen somatic chromosomes most of which have median constrictions. One pair of chromosomes have satellites at the proximal ends. Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were observed in the telophase.

The present result is in agreement with the results obtained by MIYAKE (1905), MODILEWSKI (1928), LEVAN (1929, 1931, 1932), SATÔ (1934) and Y. ONO (1935).

Allium Victorialis subsp. *platyphyllum* $2n=32(4b)=26L+2L^s+2S^t+2S$ (Fig. 142)

This species has thirty-two somatic chromosomes of which fourteen pairs of long chromosomes have median or submedian constrictions and two pairs of short chromosomes have subterminal constrictions. One pair of long chromosomes have constrictions at the distal arms and one pair of short chromosomes have satellites at the proximal ends. Four nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were found in the telophase. This karyotype suggests a tetraploid nature and includes the combination of two basikaryotypes, that is, one with a long SAT-chromosome and another with a satellited chromosome.

MIYAKE (1905) and LEVAN (1931, 1935) reported eight bivalents in *A. Victorialis* which seemed to be diploid and was not in accord with the present observation in *A. Victorialis* subsp. *platyphyllum*.

Three different basic numbers, 7, 8 and 9 have been reported in *Allium* and these polyploid series were also described in many species. There are various investigators in *Allium* such as HABERLANDT (1922, 1923, 1925), MODILEWSKI (1925, 1928), HIRATA and AKIHAMA (1927), KATAYAMA (1928), LEVAN (1928, 1931, 1932, 1935), SATÔ (1934), SAKAI (1934, 1935), Y. ONO (1935), MATSUURA and SUTÔ (1935), GEITLER (1935) etc.

Caloscordum neriniflorum from Manchuria $2n=16(2b)=12L+2L^s+2M$ (Fig. 144)

C. neriniflorum from Mongolia $2n=17(2b+1)=12L+2L^s+2M+1S$ (Fig. 145)

A form of this species from Manchuria has sixteen somatic chromo-

somes of which seven pairs of long chromosomes have median or submedian constrictions and one pair of medium chromosomes have subterminal constrictions. One pair of long chromosomes with submedian constriction have secondary constrictions at the proximal arms. Another form from Mongolia has seventeen somatic chromosomes, i.e., one short chromosome with a subterminal constriction was clearly observed besides a normal chromosome set. An origin of this extra short chromosome cannot easily be explained.

Nothoscordum fragrans $2n=19=13L+4S^t+2S$ (Fig. 147)

This species has nineteen somatic chromosomes of which thirteen chromosomes have each a median constriction and six chromosomes have each a terminal constriction, and the latter chromosomes seem to be derived by fragmentation of the former ones. This inference is supported by the chromosome behaviour in meiosis of this species (cf. LEVAN and EMSWELLER 1938). According to this explanation six short chromosomes derived from three long chromosomes have ecah a terminal kinetochore, so two terminal ones are derived respectively from one kinetochore of long chromosomes. Among six these chromosomes four have a resemblance with a satellited chromosome of *Lycoris* and participate usually in the nucleolus condensation. Satellite-like body of these chromosomes seems to be homologous to a terminal body of the two remaining short chromosomes. According to LEVAN and EMSWELLER six short chromosomes had each a satellite proximally attached, but the present observation indicated only four SAT-chromosomes and corresponding four nucleoli in the telophase. Then the kinetochores of only four short chromosomes are lengthened by the nucleolus condensation at that region and show an appearance of satellite, while two remaining ones show a terminal kinetochore.

The present finding is in accord with the result of LEVAN and EMSWELLER (1938) and does not agree with those reported by KOERPERICH (1930) ($n=8$), MATSUURA and SUTÔ (1935) ($n=8_{III}$), STENAR (1932) and LEVAN (1935) ($n=9$, $2n=18$) in this species. Koerperich (1930), ANDERSON (1932) and BEEL (1932) reported that *N. bivale* had nine chromosomes in haploid number and BEEL (1932) found eight trivalents in another form of this species.

Milla biflora $2n=39$ (3b) $=6L+24M+9S$ (Fig. 146)

This species has thirty-nine somatic chromosomes of which six long chromosomes have median constrictions, twenty-four medium chromosomes have subterminal constrictions and nine short chromosomes have subterminal constrictions. This species has three nucleoli at telophase and seems to be a triploid.

Brodiaea uniflora 2n=12(2b) (Fig. 148)
B. laxa 2n=28(4b)=4L+12M+12S (Fig. 149)
B. grandiflora 2n=42(7b)=14L+7M^{t}+7M+14S (Fig. 150)

B. uniflora has twelve somatic chromosomes four of which have each a submedian constriction and eight remaining chromosomes have each a subterminal one. One chromosome with a subterminal constriction has a satellite at the proximal end. This SAT-chromosome with a long stalk corresponds to one nucleolus in the telophase. It is interesting that this is a diploid plant with one nucleolus (cf. SATÔ 1941). *B. laxa* has twenty-eight somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have each a median constriction and twelve remaining pairs have each a subterminal constriction. This plant seems to be tetraploid and has a different basic number from other species. *B. grandiflora* has fourty-two somatic chromosomes of which seven pairs of long chromosomes have submedian constrictions, seven pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and seven pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. Each of seven medium chromosomes seems to have a satellite at the proximal arm. This species seems to be septaploid of the six-chromosome polyploid series. The karyotypes of these three different species in *Brodiaea* are clearly distinguished not only by the chromosome number but also by their types.

The present chromosome count is in accord with that of YAMAMOTO (1930) obtained in *B. uniflora* (2n=12), but is not with the result of the same author (1930) counted in *B. grandiflora* (2n=36). The plant used in the present study as *B. grandiflora* (2n=42) was entirely the same as another one with a label of *Hookeria coronaria* and the number was equal to JOHANSEN's (1932) result obtained in *H. coronaria* (2n=42). JOHANSEN (1932) also reported some different chromosome numbers of *Hookeria* (2n=10, 12, 14) in other species.

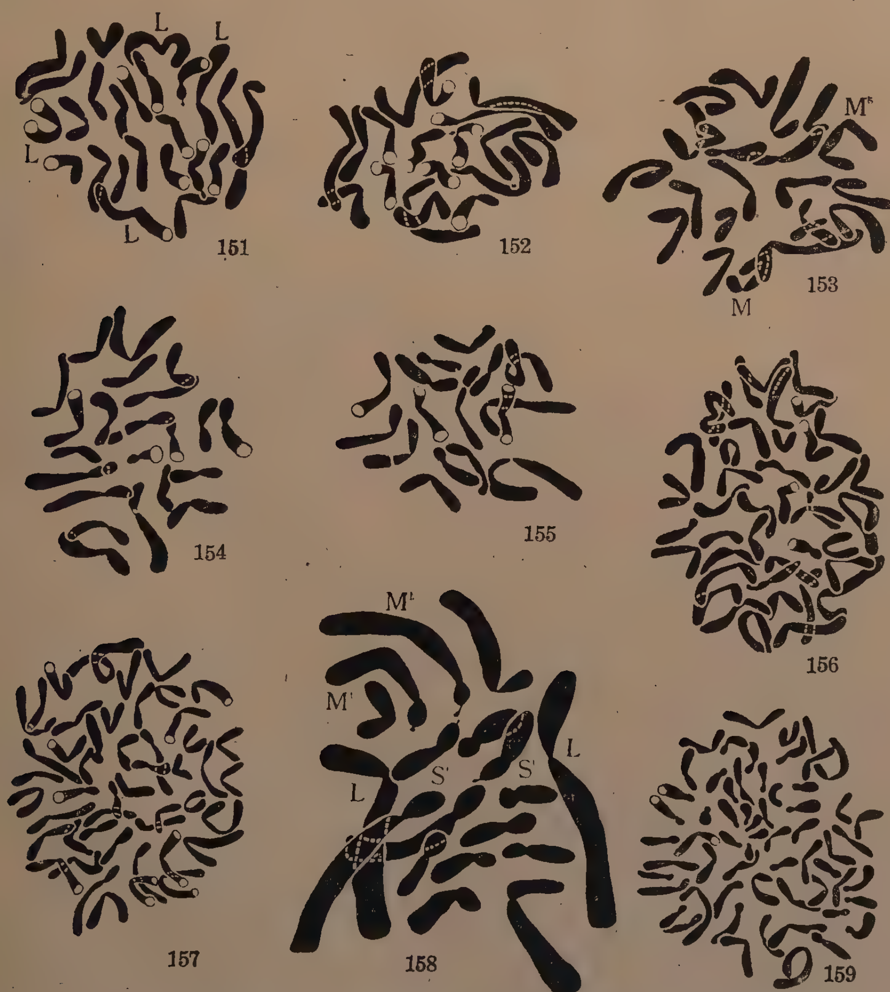
Galantheae

This tribe includes two genera *Galanthus* and *Leucojum* which were described karyologically by the present writer (1938) in detail, so the description is omitted except the species dealt in the present paper for the first time.

Galanthus plicatus 2n=24(2b)=4L+12M+2M^{t}+6S (Fig. 151)

This species has twenty-four chromosomes of which two pairs of long chromosomes have median constrictions, seven pairs of medium chromosomes have submedian or subterminal constrictions and three pairs of short chromosomes have median constrictions. One pair of medium chromosomes with extremely subterminal constrictions have satellites at the proximal ends. The karyotype of *Galanthus* was described by the present

writer (1938) in details. It may be explained by duplication of the long chromosomes in the *Leucojum* type (b=11), though inspite of this it differs from the latter in having short chromosomes with submedian constrictions.



Figs. 151–159. Karyotypes in Galantheae, Amaryllideae, Crineae, Zephyrantheae, Haemantheae and Eucharideae. 151, *Galanthus plicatus* 2n=24 (2b). 152, *Amaryllis pratensis* 2n=18 (2b). 153, *Crinum grandiflorum* 2n=22 (2b). 154, *Crinum Moorei*×*Amaryllis Belladonna* 2n=22 (2b). 155, *Vallota purpurea* 2n=16 (2b). 156, *Zephyranthes ajax* 2n=42 (7b). 157, *Cooperia pedunculata* 2n=48 (4b). 158, *Haemanthus Katharinae* 2n=18 (2b). 159, *Hymenocallis Sulphur Queen* 2n=60. ×1600.

Amaryllideae

Amaryllis and *Nerine* belong to this tribe and the descriptions of

their karyotypes (b=11) were reported in the previous paper (cf. SATÔ 1938).

Amaryllis pratensis 2n=18(2b) (Fig. 152)

This species has eighteen somatic chromosomes of which each member of one pair of chromosomes has a satellite at the proximal arm. This karyotype is different from the *Amaryllis* type (b=11) in having nine chromosomes as basic number.

A. alba (2n=39) reported in the previous paper (1938) was out afterward and the flower was found to be similar to that of *Zephyranthes candida* (2n=38). Consequently *A. alba* seems to be a hybrid or derivative of *Z. candida*.

Nerine undulata (2n=22) was reported in the previous paper (1938) to have two medium SAT-chromosomes with secondary constrictions at the distal arms, but a critical observation has showed that this has one medium SAT-chromosome with a secondary constriction at the distal arm and one short SAT-chromosome a primary constriction of which corresponds to a secondary constriction (cf. SATÔ 1942).

Crineae

Crinum, *Cyrtanthus* and *Vallota* are classified in Crineae and the former two genera were described in the previous paper (cf. SATÔ 1938), so detailed descriptions are omitted.

Crinum grandiflorum $2n=22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$ (Fig. 153)

This species has twenty-two somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes have submedian constrictions, six pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes have submedian or subterminal constrictions. One pair of medium chromosomes have secondary constrictions at the distal arms. This karyotype differs from those of *Amaryllis* and *Nerine* in having characteristic SAT-chromosomes.

Crinum Moorei×*Amaryllis Belladonna* $2n=22(2b)=2L+10M+2M^t+8S$ (Fig. 154)

This intergeneric hybrid has twenty-two somatic chromosomes of which one pair of long chromosomes have submedian constrictions, six pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes have submedian or subterminal constrictions. One medium SAT-chromosome has a secondary constriction at the proximal arm and is derived from the paternal plant *A. Belladonna*. One medium SAT-chromosome has a secondary constriction at the distal arm and is derived from the maternal plant *C. Moorei*. This hybrid is very

interesting, for *Crinum* is grouped in Crineae while *Amaryllis* belongs to Amarylleae. Basikaryotype analysis or analysis of the chromosome behaviour in meiosis of this hybrid may make clear the homological relation of these two basikaryotypes and give important suggestions for the knowledge of phylogeny of *Crinum* and *Amaryllis*.

Vallota purpurea 2n=16(2b)=4L+2M+$2M^s$+8S (Fig. 155)

This species has sixteen somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have median constrictions, two pairs of medium chromosomes have subterminal constrictions and four pairs of short chromosomes except one pair with subterminal constrictions have median or submedian constrictions. SAT-chromosomes of this species are one pair of medium chromosomes with secondary constrictions at the distal arms. This karyotype is different from those of the other species having the *Amaryllis* type (b=11), but by the careful comparison we are convinced that this type is induced from the *Amaryllis* type by the following process of karyotype alteration; two pairs of long chromosomes and one pair of medium chromosomes with secondary constrictions may be derived from fusion or translosation of two chromosomes respectively.

The same chromosome number in this species was reported by THORNTON (1931).

Zephyrantheae

This tribe contains three genera, *Zphyranthes, Cooperia* and *Sternbergia* the karyotypes of which except *Cooperia* were reported in the previous paper (cf. SATÔ 1938), so the detailed description is omitted.

Zephyranthes ajax 2n=42(7b)=28L+14M (Fig. 156)

This species has forty-two somatic chromosomes of which twenty-eight long chromosomes have median constrictions and fourteen medium chromosomes have subterminal constrictions. This species seems to be septaploid and the karyotype of *Zephyranthes* may be either derived from those karyotypes (b=11) by karyotype alteration such as fusion or translocation of the chromosomes as in *Lycoris* (b=6, 11) and *Leucojum* (b=7, 11) or derived from the *Leucojum* type (b=7) by karyotype alteration such as elimination of one pair of chromosomes.

Cooperia pedunculata 2n=48(4b)=4L+28M+16S (Fig. 157)

The chromosome complement of this species consists of two pairs of long chromosomes with median constrictions, fourteen pairs of medium chromosomes with subterminal constrictions and eight pairs of short chromosomes with median constrictions. This is a tetraploid form and the karyotype is different from that of *Galanthus* in having only one long chromosome with a median constriction in a haploid set.

Haemantheae

Three genera *Griffinia*, *Clivia* and *Haemanthus* belong to this tribe and their karyotype were described in the previus paper (cf. SATÔ 1938), so their description is here omitted.

Haemanthus Katharinae $2n=18(2b)=2L+2M^t+4M+2S^t+8S$ (Fig. 158)

This species has eighteen somatic chromosomes of which two long chromosomes have submedian constrictions, six medium chromosomes have subterminal constrictions and ten short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. One pair of medium chromosomes have satellites at the proximal ends and one pair of short chromosomes have also satellite at the proximal ends. This karyotype is very similar to that of *H. Prince Albert* ($2n=18=2L^t+2M^t+4M+10S$), though the position of satellites is different from the latter.

Eucharideae

Pancratium, *Hymenocallis* and *Eucharis* constitute Eucharideae and were reported in the previous paper (cf. SATÔ 1938), so the description of the karyotypes is here omitted.

Hymenocallis Sulphur Queen $2n=60$ (Fig. 159)

This species is a hybrid between *H. calanthina* and *H. amacaes* and has sixty somatic chromosomes. This chromosome number does not accord with those of *H. littoralis* ($2n=46$) and *H. lacera* ($2n=69$) and seems to be a hybrid between diploid ($n=23$) and triploid forms ($n=69/2$). This karyotype is different from those reported in the previous paper not only in the chromosome number, but also in having no characteristic SAT-chromosomes.

Hippeastreae

This tribe contains four following genera, *Hippeastrum*, *Sprekelia*, *Habranthus* and *Lycoris* and their karyotypes were reported in the previous paper (cf. SATÔ 1938).

Lycoris sanguinea $2n=22(2b)=2S^t+20S$ (Fig. 160)
L. squanmigera $2n=27=6L+3S^t+18S$ (Fig. 161)

L. sanguinea has twenty-two somatic chromosomes all of which have subterminal constrictions and one pair of chromosomes have satellites at the proximal ends. *L. squanmigera* has twenty-seven somatic chromosomes of which six long chromosomes have median constrictions and twenty-one remaining chromosomes have extremely subterminal or terminal constrictions. Three short chromosomes with terminal constric-

tions have satellites at the proximal ends. When we take into the karyotype of *L. sanguinea* into consideration, each long chromosome with a median constriction in *L. squanmigera* seems to be derived from translocation of each two short chromosomes with subterminal constrictions (cf. SATÔ 1942). The comparison of karyotypes of these two species showed that there were various karyotype alterations besides such translocations.

Narcisseae

Many species of *Narcissus* were described in the previaous paper (cf. SATÔ 1938), so the description of the karyotypes is here omitted.



Figs. 160–162. Karyotypes in Hippeastreae and Narcisseae. 160, *Lycoris sanguinea* 2n=22 (2b). 161, *L. squanmigera* 2n=27. 162, *Narcissus bulbocodium* 2n=42 (6b). ×1900.

Narcissus bulbocodium 2n=42(6b) (Fig. 162)

This species has forty-two somatic chromosomes and seems to be hexaploid. The same chromosome number was reported by HEITZ (1926) and FERNANDES (1934), and the latter author reported various chromosome numbers in many variesties (2n=14, 15, 26, 28, 42). NAGAO (1929, 1933) reported fourteen somatic chromosomes in this species.

Agavales, Agavaceae

Yucceae

Hesperaloe parviflora 2n=60(2b)=10L+50S (Fig. 164)

This species has the *Yucca-Agave* karyotype, namely ten long and fifty short chromosomes.

This chromosome number was reported by McKELVEY and SAX (1933).

Yucca aloifolia 2n=60(2b)=10L+50S (Fig. 163)

This species is sixty somatic chromosomes of which ten long chromosomes have subterminal constrictions and fifty short chromosomes have

subterminal or submedian constrictions. This karyotype is so called *Yucca-Agave* type and is found in *Yucca, Hesperaloe, Hesperoyucca* and *Samuela of* Yucceae (cf. McKELVEY and SAX 1933) and in *Bravoa, Fourcroya, Beschorneria, Agave* and *Polianthes* of Agaveae and Polian-theae (cf. SATÔ 1938).

The same chromosome number was reported by MÜLLER (1912), LEWITSKY (1931), MATSUURA and SUTÔ (1935) and SATÔ (1935) in this species and by WOYCICKI (1911, 1925), MÜLLER (1912), BONNET (1912), FOLSON (1916), BELLING (1928, 1931), MORINAGA et ali (1929), LEVAN (1933), McKELVEY and SAX (1933), MATSUURA and SUTÔ (1935), SATÔ (1934, 1935) and WATKINS (1935, 1936) in other species.

Cordyline indivisa 2n=38(2b)=4L+34S (Fig. 165)

This species has thirty-eight somatic chromosomes of which four long chromosomes have submedian constrictions and thirty-four short chromo-somes have median or submedian constrictions, though the constriction is not so clearly observed on account of contraction of the chromosomes. This karyotype is similar to those of *Dracaena* (2n=48–40) and *San-sevieria* (2n=40).

The present finding is in accord with that of BOWDEN (1940) in *C. australis* (2n=38), but does not with that of MATSUURA and SUTÔ (1935) in *C. australis* (n=60).

Dracaena deremensis 2n=38(2b)=4L+34S (Fig. 166)
D. cylindrica 2n=39=4L+1S^t+34S (Fig. 167)
D. thaloides 2n=40=4L+2S^t+34S (Fig. 168)

D. deremensis has thirty-eight somatic chromosomes of which four chromosomes have submedian constrictions and thirty-four remaining short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. *D. cylindrica* has thirty-nine somatic chromosomes of which four long chro-mosomes have submedian constrictions and one short chromosome has a satellite at the proximal end. *D. thaloides* has forty somatic chromo-somes of which four long chromosomes have submedian constrictions, two short chromosomes have satellites at the proximal ends and thirty-four short chromosomes have submedian or subterminal constrictions.

The present writer (1935) reported that 2n=38 in *D. terminalis* var. *ti* and 2n=ca. 114 in *D. cannaefolia* and *congesta*, and the same chromo-some number was reported by WHITAKER (1934) in *D. fragrans* (2n=38) and by BOWDEN (1940) in *D. draco* (2n=38). The present finding sug-gests duplication of the short chromosomes, judging from the results obtained in various species.

Sansevieria zeylanica 2n=40(2b)=4L+36S (Fig. 171)
S. Roxburghiana 2n=40(2b)=4L+36S (Fig. 170)

S. metallica var. *variegata* 2n=40 (2b)=4L+36S (Fig. 169)
S. grandis 2n=100 (5b)=10L+90S (Fig. 172)

S. zeylanica, *Roxburgiana* and *metallica* var. *variegata* have forty somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have sub-



Figs. 163–176. Karyotypes in Yucceae, Dracaeneae, Phormieae and Nolineae. 163, *Yucca aloifolia* 2n=60 (2b). 164, *Hesperaloe parviflora* 2n=60 (2b). 165, *Cordyline indivisa* 2n=38 (2b). 166, *Dracaena demerensis* 2n=38 (2b). 167, *D. cylindrica* 2n=39. 168, *D. thaloides* 2n=40. 169, *Sansevieria metallica* var. *variegata* 2n=40 (2b). 170, *S. Roxburghiana* 2n=40 (2b). 171, *S. zeylanica* 2n=40 (2b). 172, *S. grandis* 2n=100 (5b). 173, *Phormium tenax* 2n=32 (2b). 174, *Nolina microcarpa* 2n=36 (2b). 175, *Dasylirion quadrangulatum* 2n=38 (2b). 176, *D. acrotichum* 2n=38 (2b). ×2300.

terminal constrictions and eighteen pairs of short chromosomes have submedian or subterminal constrictions, though the primary constriction can not decidedly be observed. *S. grandis* has one hundred somatic chromosomes and seems to be pentaploid.

MATSUURA and SUTÔ (1935) reported haploid number in *S. zeylanica* (n=20) and diploid number in *S. zeylanica* var. *variegata* (2n=42) and PATEL and NARAYAMA (1937) reported haploid number in *S. Roxburghiana* (n=20). These reports are in agreement with the present finding. HEITZ (1926) observed *S. cylindrica* (2n=ca. 102–104) and this result is similar to that of *S. grandis* (2n=100).

Phormieae

Phormium tenax 2n=32(2b)=8L+24S (Fig. 173)

This chromosome complement consists of eight long chromosomes with submedian constrictions and twenty-four short chromosomes.

This karyotype is clearly different from the *Yucca-Agave* type and also from the *Dracaena* type, but size and form of the chromosomes are similar to these types, but so much differing from those of *Hosta* (2n=60) and *Hemerocallis* (2n=22). According to ENGLER *Hosta, Hemerocallis* and *Phormium* are grouped into Hemerocallideae, but HUTCHINSON separated only *Phormium* from this tribe and transfered into Agavaceae as a new tribe, Phormieae.

Nolineae

Nolina microcarpa 2n=36(2b)=12L+24S (Fig. 174)

This species has thirty-six somatic chromosomes of which six pairs of long chromosomes have subterminal constrictions and twelve pairs of short chromosomes have median, submedian or subterminal constrictions. Two nucleoli were observed in the telophase, but corresponding SAT-chromosomes could not be detected. This karyotype is similar to that of *Dasylirion* (2n=38) and the chromosome size is larger than those of Yuccae, Dracaeneae and Phormieae.

The same chromosome number was reported by MCKELVEY and SAX (1933) in *Nolina* sp. and by WHITAKER (1934) in *N. recurvata.*

Dasylirion acrotichium 2n=38(2b)=8L+2S^t+28S (Fig. 176)
D. quadrangulatum 2n=38(2b)=8L+1S^t+29S (Fig. 175)

D. acrotichium has thirty-eight somatic chromosomes of which two pairs of long chromosomes have submedian or subterminal constrictions and fifteen pairs of short chromosomes have median, submedian or subterminal constrictions. One pair of short chromosomes have satellite at the proximal ends. *D. quadrangulatum* has a similar karyotype, but has

only one SAT-chromosome, though two nucleoli were observed in the telophase.

The same chromosome number was reported by WHITAKER (1934) in *D. longissimum* and by SATÔ (1935) in *D. texanum* and *Wheeleri*. While WENT and BLAAUW (1905) reported a varying chromosome number in *D. acrotrichium* (2n=20–24).

Agaveae

This tribe conprises five genera *Agave, Furcroya, Beschorneria, Bravoa* and *Doryanthes* and was already described in details by the present writer (cf. SATÔ 1938). These genera except *Doryanthes* have the *Yucca-Agave* type.

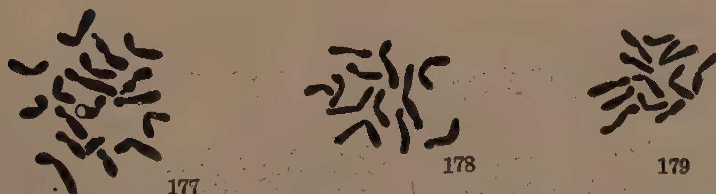
Polyantheae

Polyanthes has also the *Yucca-Agave* type and was reported in the previous paper (cf. SATÔ 1938).

Haemodorales, Hypoxidaceae

Curculigo recurvata $2n=18(2b)=6L+2S^t+10S$ (Fig. 177)

The chromosome complement consists of three pairs of long chromosomes with subterminal constrictions and six pairs of short chromosomes with submedian or subterminal constrictions. One pair of short chromosomes have satellites at the proximal ends. Two nucleoli corresponding to these SAT-chromosomes were observed in the telophase. This genus, *Rhodohypoxis, Alstroemeria* and *Bomalia* were grouped together by ENGLER into Hypoxidoideae, Amaryllidaceae, while HUTCHINSON grouped together this genus and *Rhodphypoxis* into Hypoxidaceae and *Alstroemeria* and *Bomalia* into Alstroemeriaceae. HUTCHINSON's classification is supported by the present results of observation, for the former two genera have smaller chromosomes than the latter two.



Figs. 177–179. Karyotypes in Hypoxidaceae. 177, *Curculigo recurvata* 2n=18 (2b). 178, *Rhodohypoxis baurei* 2n=12 (2b). 179, *R. baurei* var. *platypetala* 2n=12 (2b). ×2300.

The present finding is in accord with the result obtained by INARIYAMA (1937) in this species. While STENAR (1925) reported as uncertain chromosome number in this species (n=ca. 10) and INARIYAMA (1937) reported in *C. orchioides* ca. fifty somatic chromosomes.

Rhodohypoxis baurei 2n=12(2b)=6L+6S (Fig. 178)
R. baurei var. *platypetala* 2n=12(2b)=6L+6S (Fig. 179)

This species has twelve somatic chromosomes of which three pairs of long chromosomes have submedian constrictions and three pairs of short chromosomes have subterminal or submedian constrictions. In spite of the presence of two nucleoli nucleolar chromosomes could not be determined. This karyotype is clearly distinguished from that of *Curculigo*.

STENAR (1925) reported that *Hypoxis* has twenty-two chromosomes in haploid number.

TABLE 1. Karyotypes in Liliaceae and allied families

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
Liliales			
Liliaceae			
Heloniadeae (cf. Figs. 1–2)			
Chionographis japonica	24(2b)=4L+20S	12	2
Japonolirion osense	24(2b)=6L+18S	12	2
Narthecieae (cf. Figs. 3–9)			
Tofieldia nutans	30(2b)	15	2
T. nuda	30(2b)	15	2
T. japonica	60(4b)	15	4
Heloniopsis japonica	34(2b)=4L+2S^n+28S	17	2
Narthecium asiaticum	52(4b)	13	–
Metanarthecium luteo-viride	52(4b)	13	2
Aletris foliata	52(4b)	13	–
Asphodeleae (cf. Figs. 10–22)			
Eremurus robustus	14(2b)=8L+2L^t+2S^t+2S	7	4
E. Elwesii var. *nobilis*	14(2b)=3L^t+6L+1M^t+1M+3S	7	4
Alectorurus yedoensis	40(4b)=8L+32S	10	4
A. yedoensis var. *platypetalus*	40(4b)=8L+32S	10	4
Chlorophytum ursaubiriensis	14(2b)=6L+4M+2S^t+2S	7	2
C. natalensis	14(2b)=6L+4M+4S	7	2
C. elatum var. *variegatum*	28(4b)=12L+8M+4S^t+4S	7	4
C. macrophyllum	56(8b)=24L+16M+16S	7	–
Arthropodium cirrhatum	36(2b)=10L+26S	18	–
Asphodeline lutea	28(4b)=8L+4S^t+16S	7	4
Asphodelus ramosus	52(4b)=4L+12M+36S	13	–
Paradesia Liliastrum	48(3b)=6L+42S	16	3
Anemarrhena asphodeloides	22(2b)=4L+2S^t+16S	11	2
Ophiopogoneae (cf. Figs. 23–28)			
Liriope minor	36(2b)=2L+16M+2M^t+16S	18	2
L. koreana	108(6b)=6L+54M+48S	18	6

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
Ophiopogon jaburan	36(2b)=2L+18M+$2S^s$+14S	18	2
O. japonicus	36(2b)=2L+18M+$2S^s$+14S	18	2
O. japonicus	72(4b)=4L+36M+$4S^s$+28S	18	4
O. planiscarpus	72(4b)=4L+36M+$4S^s$+28S	18	4
Herrerieae (cf. Fig. 29)			
Herreria salsaparilha	54(2b)=8L+46S	27	–
Kniphofieae (cf. Figs. 30, 31)			
Kniphofia aloides	12(2b)=6L+$2S^t$+4S	6	4
K. pulchella	12(2b)=4L+$4S^t$+4S	6	4
Hemerocallideae (cf. Figs. 32–35)			
Hosta ventricosa	60(2b)=8L+2M+50S	30	–
H. lancifolia	60(2b)=8L+2M+50S	30	–
Hemerocallis longituba	22(2b)=2L+20S	11	6
H. Kwanso	33(3b)=3L+30S	11	–
Aloineae (cf. Figs. 36, 37; SATÔ 1937)			
Aloe aristata	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	5
A. bortiana	14(2b)=6L+$2L^t$+$1S^t$+5S	7	3
A. brevifolia	14(2b)=6L+$2L^t$+6S	7	2
A. capitata var. *typica*	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
A. ferox	14(2b)=8L+6S	7	4
A. humilis	14(2b)=6L+21^t+6S	7	2
A. latifolia	14(2b)=6L+$2L^t$+$1S^t$+5S	7	3
A. macrocarpa	14(2b)=6L+$2L^t$+6S	7	2
A. paxii	14(2b)=5L+$3L^t$+$1S^t$+5S	7	4
A. saponaria	14(2b)=6L+$2L^t$+$2S^t$+4S	7	4
A. schumperi	14(2b)=6L+$2L^t$+$2S^t$+4S	7	4
A. speciosa	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
A. spuria	14(2b)=7L+$1L^t$+$2S^t$+4S	7	3
A. stricta	14(2b)=6L+$2L^t$+$1S^t$+5S	7	3
A. variegata	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
Haworthia attenuata	14(2b)=8L+6S	7	4
H. caudata	14(2b)=5L+$3L^t$+6S	7	3
H. cymbiformis	14(2b)=5L+$3L^t$+6S	7	3
H. fasciata	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. helos	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. margaritifera	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. margaritifera var. *granata*	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. margaritifera var. *albo-variegata*.	14(2b)=5L+$3L^t$+6S	7	3
H. mirabilis	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. radula	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. radula var. *variegata*	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. Reinwardii	42(6b)=24L+18S	7	(8)
H. retusa	14(2b)=8L+6S	7	4
H. spiralis	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. subattenuata	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4
H. subrigida	14(2b)=8L+6S	7	4
H. tesselata	42(6b)=24L+18S	7	(9)
H. torquata	14(2b)=4L+$4L^t$+6S	7	4

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
H. retusa × *H. cymbiformis*	$14(2b)=8L+6S$	7	–
Gasteria acinacifolia	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. amstrangii	$15(2b)=5L+3L^{t}+6S$	7	3
G. 'aruhero'	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. braclyphylla	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. brevifolia	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. carinata	$14(2b)=8L+6S$	7	4
G. cheilophylla No. 1	$15(2b)=5L+3L^{t}+6S$*	7	4
	$(28(4b)=10L+6L^{t}+12S)$	7	(6)
G. cheilophylla No. 2	$14(2b)=5L+3L^{t}+6S$	7	3
G. disticha var. *comprucata*	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. gracilis var. *minima*	$14(2b)=5L+3L^{t}+1M+5S$	7	3
G. maculata	$28(4b)=8L+8L^{t}+12S$	7	8
G. multipunctata	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. nigricans	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. obscura	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. planifolia	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. verrucosa var. *latifolia*	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. vittata	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
G. 'gyuzetu' × *Aloe variegata*	$14(2b)=5L+3L^{t}+6S$	7	3
	$(28(4b)=10L+6L^{t}+12S)$	7	6
A. variegata × *G. ver.* var. *latifolia*	$14(2b)=4L+4L^{t}+6S$	7	4
Convallarieae (cf. Figs. 38, 39)			
Convallaria Keiskei	$38(2b)=4L+16M+2M^{t}+16S$	19	2
Reineckia carnea	$38(2b)=2L+10M+26S$	19	2
Aspidestreae (cf. Figs. 40, 41)			
Aspidistra elatior	$36(2b)=2L+16M+18S$	18	2
Rohdea japonica	$38(2b)$	19	2
Milliganieae (cf. Fig. 42)			
Astelia velutina	$16(2b)=8L+2L^{t}+4S+2S^{t}$	8	4
Peliosantheae (cf. Fig. 43)			
Peliosanthes arisanensis	$36(2b)=2L+2M^{s}+4M+28S$	18	2
Polygonatae (cf. Figs. 44–52)			
Streptopus amplexifolius var. *papillatus*	$32(4b)=8L+2L^{s}+2S^{t}+20S$	8	4
Polygonatum falcatum	$20(2b)=2L^{s}+4L+4M+2S^{s}+6S$	10	4
Disporopsis arisanensis	$40(2b)=2L+2S^{s}+36S$	20	2
Majanthemum dilatatum	$54(4b\text{–}2)=4L+4S^{s}+46S$	14	4
M. dilatatum var. *nipponicum*	$54(4b\text{–}2)=4L+4S^{s}+46S$	14	4
M. bifolium	$54(4b\text{–}2)=4L+4S^{s}+46S$	14	4
Smilacina japonica	$36(2b)=4L+14M+2S^{t}+16S$	18	2
Disporum smilacinum	$16(2b)=7L+1L^{t}+3S^{t}+5S$	8	4
D. smilacinum var. *ramosum*	$16(2b)=8L+2S^{t}+1S^{s}+5S$	8	3
Clintonia udensis	$28(2b)=4L+14M+2M^{t}+8S$	14	2
Dianelleae (cf. Fig. 53)			
Dianella ensifolia	$32(2b)=8L+4M+20S$	16	2

* One SAT-chromosome has satellites at the both ends.

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
Uvularieae (cf. Fig. 54–56)			
Oakesia sessilifolia	16 (2b) $=2L+4M+2S^t+8S$	8	4
Littonia modesta	22 (2b) $=6L+16S$	11	2
Gloriosa superba	22 (2b) $=6L+2S^s+14S$	11	–
Tricyrtideae (cf. Fig. 57; SATÔ 1939, SINOTÔ and SATÔ 1942)			
Brachycyrtis macrantha	26 (2b) $=2L+2L^t+2S^t+20S$	13	4
B. macranthiopsis	26 (2b) $=2L^t+2L+4S^t+18S$	13	6
Tricyrtis latifolia No. 1	26 (2b) $=2L+2L^t+2S^t+20S$	13	4
T. latifolia No. 2	26 (2b) $=3L+1L^t+2S^t+20S$	13	3
T. Yatabeana	26 (2b) $=4L+2S^t+20S$	13	2
T. perfoliata	26 (2b) $=4L+4S^n+18S$	13	4
T. hirta No. 1	26 (2b) $=3L^t+1L+3S^t+19S$	13	6
T. hirta No. 2	26 (2b) $=3L^t+1L+3S^t+19S$	13	6
T. hirta f. *albida*	26 (2b) $=4L+3S^t+19S$	13	3
T. hirta f. *variegata*	26 (2b) $=2L+2L^t+2S^t+20S$	13	4
T. hirta f. *albo-marginata*	26 (2b) $=2L+2L^t+2S^t+20S$	13	4
T. formosana	26 (2b) $=4L+1S^t+21S$	13	4
T. formosana	26 (2b) $=3L+1L^t+1S^t+21S$	13	4
T. formosana	52 (4b) $=6L+2L^t+2S^t+42S$	13	8
T. formosana var. *stolonifera No. 1*	26 (2b) $=4L^n+2S^t+20S$	13	4
T. formosana var. *stolonifera No. 2*	25 (2b–1) $=2L^t+2L+1M+2S^t+18S$	13	4
T. formosana var. *lasiocarpa*	26 (2b) $=3L^t+1L+1S^t+21S$	13	4
T. formosana var. *amethystina*	26 (2b) $=2L^t+2L+2S^t+20S$	13	4
T. formosana var. *kotoensis*	26 (2b) $=2L^t+2L+2S^t+20S$	13	4
T. formosana var. *ramosa*	26 (2b) $=2L^t+2L+4S^t+18S$	13	6
T. affinis	26 (2b) $=2L^t+2L+4S^t+18S$	13	6
T. dilatata	26 (2b) $=4L+4S^t+18S$	13	4
T. hirta × *T. formosana* var. *stolonifera*	26 (2b) $=1L^t+3L+2S^t+20S$	13	3
T. hirta × *T. formosana* var. *stolonifera*	25 (2b–1) $=1L^t+3L+1M+2S^t+18S$	13	3
T. hirta × *T. formosana*	26 (2b) $=4L+3S^t+19S$	13	3
T. hirta × *T. formosana*	25 (2b–1) $=2L^t+2L+3S^t+18S$	13	5
T. hirta × *T. hirta* var. *variegata*	26 (2b) $=3L+1L^t+3S^t+19S$	13	4
T. hirta × *T. formosana* var. *lasiocarpa*	26 (2b) $=4L+2S^t+20S$	13	(2)
T. hirta × *B. macrantha*	26 (2b) $=4L+3S^t+19S$	13	3
T. hirta × *T. hirta* f. *albida*	26 (2b) $=4L+3S^t+19S$	13	3
T. hirta f. *albida* × *T. hirta*	26 (2b) $=4L+3S^t+19S$	13	3
Veratreae (cf. Figs. 58, 59)			
Stenantium robustum	20 (2b)	10	4
Veratrum japonicum	16 (2b)	8	–
Asparageae (cf. Figs. 60–64)			
Asparagus crispus	20 (2b) $=10L+2L^s+8S$	10	2
A. myrioclades	20 (2b) $=10L+2L^s+8S$	10	2
A. plumosus	20 (2b) $=10L+2L^s+8S$	10	2
A. splendens	60 (6b) $=30L+6L^s+24S$	10	–
Tulipeae (cf. Figs. 65–73)			
Erythronium japonicum	24 (2b) $=2L^t+6S^t+16S$	12	8
Fritillaria verticillata var. *Thunbergii*	24 (2b) $=2L+6S^s+16S$	12	6
Tulipa sp.	24 (2b)	12	–

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
Amana latifolia	24(2b)	12	4
A. edulis	48(4b)	12	–
Lloydia serotina	$24(2b)=4L+2M+2S^t+16S$	12	2
Calochortus uniflorus	$40(4b)12L+4S^t+24S$	10	4
Lilium philippinense var. *formosanum*	$24(2b)=4L+2S^t+2S^s+18S$	12	4
Cardiocrinum cordatum	$24(2b)=4L+6S^s+14S$	12	6
Scilleae (cf. Figs. 74–124)			
Eucomis undulata	$60(4b)=8L+4S^t+48S$	15	4
E. pallidiflora	$60(4b)=8L+4S^t+48S$	15	4
E. punctata	$60(4b)=8L+4S^t+48S$	15	4
Scilla sibirica	$12(2b)=8L+2S^s+2S$	6	2
S. sibirica var. *alba*	$12(2b)=8L+2S^s+2S$	6	2
S. campanulata	$16(2b)=2L+8M+2M^s+4S$	8	4
S. nutans	$16(2b)=2L+8M+2M^s+4S$	8	4
S. lingulata	$16(2b)=2L+6M+2M^s+6S$	8	2
S. peruviana	$16(2b)=2L+8M+4S+2S$	8	2
S. peruviana var. *alba*	$16(2b)=2L+8M+4S+2S$	8	2
S. bifolia	$18(2b)=2L+6M+2M^t+8S$	9	2
S. hyacinthoides	$20(2b)=2L+2M+2S^t+14S$	10	2
S. chinensis	$18(2b)=2M^s+8M+8S$	9	2
S. chinensis	$26(3b)=1L+2M^s+9M+14S$	8,9	2
S. chinensis	$34(4b)=2L+2M^s+10M+20S$	8,9	2
S. chinensis	$35(4b)=1L+4M^s+12M+18S$	8,9	4
S. pratensis	$26(2b)=2L+2M+2S^t+20S$	13	2
S. autumnalis	$29(4b+1)=1L+3S^s+1S^t+24S$	7	4
S. permixta I type	$16(2b)=2L+8M+4S+2S^t$	8	2
S. permixta II type	$15(2b-1)=2L+7M+1M^t+4S+1S^t$	8	2
S. permixta III type	$14(2b)=2L+6M+1M^s+1M^t+4S$	7	2
S. ughii I type	$15=2L+6M+1M^s+1M^t+4S+1S^t$	–	3
S. ughii II type	$17=2L+8M+5S+2S^t$	–	2
S. ughii III type	$19=2L+9M+6S+2S^t$	–	2
S. ughii IV type	$20=3L+10M+1M^s+5S+1S^t$	–	2
S. ughii V type	$22=3L+11M+6S+2S^t$	–	2
Camassia esculenta	$30(2b)=4L+2S^s+24S$	15	–
Ornithogalum graminifolium	$10(2b)=2L^t+4L+4S$	5	2
O. umbellatum	$27(3b)=12L+3L^t+12S$	9	3
O. ractium	$32(2b)=10L+2L^s+4M+16S$	16	2
O. arabicum	50	–	2
O. caudatum	$54(6b)=18L+36S$	9	3
Drimiopsis maculata	$64(2b)=24L+8S^t+32S$	8	8
Albuca Nelsonii	$18(2b)=2L^t+4L+12S$	9	2
Urginea scilla	$40(4b)=8L+4S^s+28S$	10	4
Lachenalia unicolor	$16(2b)=2L^t+2L+12S$	8	2
L. orchioides	$16(2b)=2L^t+2L+12S$	8	2
L. pallida	$16(2b)=2L^t+2L+12S$	8	2
L. pastulata	$32(4b)=3L^t+5L+24S$	8	3
Chionodoxa Luciliae	$20(2b)=6L+2M+2M^t+10S$	10	2
Veltheimia glauca	$40(4b)=8L+32S$	10	–
	$(80(8b)=16L+64S+S)$	10	–
Bellevalia romana	$8(2b)=2L^t+2L+2S+2S^t$	4	4

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
B. Hackeli	8 (2b) $=2L^t+2L+2S+2S^t$	4	4
Hyacinthus 'La Victor'	16 (2b) $=6L+2L^s+4M+4S$	8	2
Muscari comosum	18 (2b) $=4L+6M+2S^t+6S$	9	2
M. plumosum	18 (2b) $=4L+6M+2S^t+6S$	9	2
M. pendulatum	36 (4b) $=4L+4L^t+12M+16S$	9	4
M. armeriacum	36 (4b) $=6L+2L^t+12M+1S^t+15S$	9	3
M. neglectum	54 (6b) $=12L+18M+24S$	9	–
M. botryoides coerulea	63 (7b) $=14L+21M+28S$	9	–
Puschkinia libanotica	10 (2b) $=2L^s+2M^s+2M+4S$	5	4
P. scilloides	16 (2b) $=2L+2M^t+6M+6S$	8	2
Dipcadi serotinum	8 (2b) $=4L+2L^t+2S^t$	4	4
Galtonia candicans	16 (2b) $=8L+2M+2M^t+4S$	8	2
Bowieae (cf. Fig. 125)			
Bowiea volubilis	$21=2L^t+4L+15S$	–	2
Colchiceae (cf. Figs. 126–129)			
Colchicum sibthropii	$36=4L+32S$	–	–
C. fimbriacum	$36=4L+32S$	–	–
C. autumnale	$38=4L+2S^t+32S$	–	–
C. variegatum	44 (4b) $=4L+4M^s+36S$	11	4
Tecophilaceae (cf. Fig. 130)			
Cyanastrum cordifolium	22 (2b)		
Trilliaceae (cf. Figs. 131, 132)			
Trillium smalli	20 (4b) $=8L+4M+8S$	5	*
Paris hexaphylla	15 (3b) $=6L+3M+1S^t+2S^n+3S$	5	3
Smilacaceae (cf. Figs. 133, 134)			
Smilax China	60 (4b) $=28L+32S$	15	4
Heterosmilax japonica	62 (4b+2) $=20L+38S+4S^t$	15	4
Ruscaceae (cf. Figs. 135, 136)			
Danae racemosa	40 (4b) $=4L^s+8L+28S$	10	4
Ruscus aculeatus	40 (4b) $=4L^s+8L+28S$	10	4
Alstroemeriales			
Alstroemeriaceae (cf. SATÔ 1938)			
Alstroemeria chilensis	16 (2b) $=2L+2L^t+4S^t+8S$	8	6
A. pulchella	16 (2b) $=2L+2M^s+2S^t+10S$	8	4
Bomalia salsilla	18 (2b) $=2L+4S^t+12S$	9	4
Amaryllidales			
Amaryllidaceae			
Agapantheae (cf. Figs. 137, 138)			
Agapnthus umbellatus	30 (2b) $=12L+2S^t+16S$	15	2
Tulbaghia aloides	12 (2b) $=8L+2S^s+2S$	6	2
Allieae (cf. Figs. 139–150)			
Bloomeria aurea	18 (2b) $=2L^t+4L+2M^t+4M+6S$	9	4
Allium Moly	14 (2b)	7	2
A. obligonum	16 (2b) $=12L+2M+2S^t$	8	2
A. condensatum	17 (2b+1) $=11L+2M+2S^t+2S$	8	2

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
A. Victorialis subsp. *platyphyllum* ...	$32(4b)=26L+2L^s+2S^t+2S$	8	4
Caloscordum neriniflorum	$16(2b)=12L+2L^s+2M$	8	2
Caloscordum neriniflorum	$17(2b+1)=12L+2L^s+2M+1S$	8	2
Nothoscordum fragrans	$19(2b+3)=13L+4S^t+2S$	–	4
Milla biflora	$39(3b)=6L+24M+9S$	13	3
Brodiaea uniflora	$12(2b)$	6	1
B. laxa	$28(4b)=4L+12M+12S$	7	–
B. grandiflora	$42(7b)=14L+7M+7M^t+14S$	6	–
Galantheae (cf. Fig. 151; SATÔ 1938)			
Galanthus nivalis	$28(4b)$	7	4
G. nivalis	$24(2b)=4L+12M+2M^t+6S$	12	2
G. nivalis	$25(2b+1)=4L+13M+2M^t+6S$	12	2
G. Elwesii	$24(2b)=4L+12M+2M^t+6S$	12	2
G. Elwesii	$48(4b)=8L+24M+4M^t+12S$	12	4
G. plicatus	$24(2b)=4L+12M+2M^t+6S$	12	2
Leucojum autumnale	$14(2b)=2L^t+8L+2M^t+2M$	7	4
L. vernum	$22(2b)=2L+10M+2M^t+8S$	11	4
L. vernum var. *carrathicum*	$22(2b)=2L+10M+2M^t+8S$	11	4
L. aestivum	$22(2b)=2L+10M+2M^t+8S$	11	4
Amaryllideae (cf. Fig. 152; SATÔ 1938)			
Amaryllis Belladonna	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
A. alba	39	–	–
A. pratensis	$18(2b)$	9	2
Nerine curviflora	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
N. undulata	$22(2b)=2L+11M+1M^s+7S+1S^s$	11	2
N. humilis	$33(3b)=3L+15M+3M^s+12S$	11	3
N. flexuosa	$33(3b)=3L+15M+3M^s+12S$	11	3
N. sarniensis	$33(3b)=3L+15M+3M^s+12S$	11	3
N. pudica	$33(3b)=3L+15M+3M^s+12S$	11	3
Crineae (cf. Figs. 153–155; SATÔ 1938)			
Crinum lineare	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. lineare var. *album*	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. Moorei	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. Moorei var. *album*	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. latifolium	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. capense	$22+2ff(2b+2ff)=2L+10M+2M^s+8S+2ff$	11	2
C. gigas	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. Rattrayii	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. asiaticum var. *japonicum*	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. grandiflorum	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
C. octobilis	$33(3b)=3L+15M+3M^s+12S$	11	3
C. Moorei × *Amaryllis Belladonna* ...	$22(2b)=2L+10M+2M^s+8S$	11	2
Cyrtanthus obliquus	$22(2b)=2L+8M+4M^t+8S$	11	4
Vallota purplea	$16(2b)=4L+2M+2M^s+8S$	8	2
Zephyrantheae (cf. Figs. 156; 157; SATÔ 1938)			
Zephyranthes robusta	$12(2b)=8L+4M$	6	2
Z. Tauberti	$12(2b)=8L+4M$	6	2

TABLE 1. (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
Z. texana	24(4b) = 16L + 8M	6	–
Z. Lindleyana	24(4b) = 16L + 8M	6	–
Z. candida	38(6b+2)	6	–
Z. ajax	42(7b) = 28L + 14M	6	–
Cooperia pedunculata	48(4b) = 4L + 28M + 16S	12	–
Sternbergia lutea	22(2b) = 4L + $2S^t$ + 16S	11	4
Haemantheae (cf. Fig. 158; SATÔ 1938)			
Griffinia Blumenavia	77(7b)	11	–
Clivia nobilis	44(4b) = 24L + $4L^t$ + 16S	11	4
Haemanthus albiflos	16(2b) = $2L^t$ + $4M^t$ + 4M + 6S	8	6
H. albiflos var. *pubescens*	16(2b) = $2L^t$ + $4M^t$ + 4M + 6S	8	6
H. coccineus	16(2b) = $2L^s$ + $2M^t$ + 6M + $2S^t$ + 4S	8	6
H. Prince Albert	18(2b) = $2L^t$ + $2M^t$ + 4S + 10S	9	4
H. Katharinae	18(2b) = 2L + $2M^t$ + 4M + $2S^t$ + 8S	9	4
Eucharidae (cf. Fig. 159; SATÔ 1938)			
Pancratium ilyricum	44(4b) = 20L + 4M + 20S	11	4
Hymenocallis littoralis	46(2b)	23	4
H. lacera	69(3b)	23	6
H. Sulphur Queen	60	–	4
Eucharis grandiflora	68(6b+2) = 6L + 26M + 36S	11	–
Hippeastreae (cf. Figs. 160, 161; SATÔ 1938)			
Hippeastrum vittatum	44(4b) = 24L + $4L^t$ + 16S	11	4
H. rutilum	44(4b) = 24L + $4L^t$ + $2S^t$ + 14S	11	6
Sprekelia formosissimum	ca. 117	–	–
Habranthus Andersoni	21(2b–1) = 2L + 9M + $3M^t$ + 7S	11	3
Lycoris sanguinea	22(2b) = $2S^t$ + 20S	11	2
L. squanmigera	27 = 6L + $3S^t$ + 18S	–	3
Narcisseae (cf. Fig. 162; SATÔ 1938)			
Narcissus Jonquilla	14(2b) = 10L + 2M + $2M^t$	7	2
N. Pseudonarcissus	14(2b) = 11L + 1M + $2M^t$	7	2
N. incomparabilis auratus	14(2b) = 12L = $2M^t$	7	2
N. poeticus	21(3b) = 18L + $3M^t$	7	3
N. tazetta var. *papyraceus*	22(2b+2) = 8L + 2M + $4M^t$ + 8S	10	4
N. tazetta var. *suisen*	32(3b+2) = 13L + 5M + $4M^t$ + 10S	10	4
N. bulbocodium	42(6b)	7	–
Agavales			
Agavaceae			
Yucceae (cf. Figs. 163, 164; SATÔ 1935)			
Hesperaloe parviflora	60(2b) = 10L + 50S	30	2
Yucca filamentosa	60(2b) = 10L + 50S	30	–
Y. recurvifolia	60(2b) = 10L + 50S	30	–
Y. aloifolia	60(2b) = 10L + 50S	30	–
Y. aloifolia var. *albo-marginata*	60(2b) = 10L + 50S	30	–
Dracaeneae (cf. Figs. 165–172; SATÔ 1935)			
Cordyline indivisa	38(2b) = 4L + 34S	19	–
Dracaena deremensis	38(2b) = 4L + 34S	19	2
D. terminalis var. *Ti*	38(2b) = 4L + 34S	19	–

TABLE 1 (*Continued*)

Name of species	Karyotype (2n)	Basis	Number of nucleoli
D. cylindrica	39=4L+1S^t+34S	–	–
D. thaloides	40(2b)=4L+2S^t+34S	20	2
D. congesta	ca. 114(6b)	–	–
D. cannaefolia	ca. 114(6b)	–	–
Sansevieria zeylanica	40(2b)=4L+36S	20	2
S. Roxburghiana	40(2b)=4L+36S	20	2
S. metallica var. *variegata*	40(2b)=4L+36S	20	2
S. grandis	100(5b)=10L+90S	20	–
Phormieae (cf. Fig. 173)			
Phormium tenax	32(2b)=8L+24S	16	2
Nolineae (cf. Figs. 174–176; SATÔ 1935)			
Nolina microcarpa	36(2b)=12L+24S	18	2
Dasylirion acrotichum	38(2b)=8L+2S^t+28S	19	2
D. quadrangulatum	38(2b)=8L+1S^t+29S	19	2
D. texanum	38(2b)=8L+2S^t+28S	19	2
D. Wheeleri	38(2b)=8L+30S	19	2
Agaveae (cf. SATÔ 1938)			
Agave vivipara	60(2b)=10L+50S	30	–
A. lutea var. *heterocentra*	60(2b)=10L+50S	30	–
A. univittata	60(2b)=10L+50S	30	–
A. Verschaffelti	60(2b)=10L+50S	30	–
A. Zapupe	90(3b)=15L+75S	30	–
A. americana	120(4b)=20L+100S	30	–
A americana var. *albo-marginata*	120(4b)=20L+100S	30	–
A. sisalana	150(5b)=25L+125S	30	–
A. atrovirens	180(6b)=30L+150S	30	–
Furcraea gigantea	60(2b)=10L+50S	30	–
F. pubescens	60(2b)=10L+50S	30	–
Beschorneria tubiflora	60(2b)=10L+50S	30	–
Bravoa gemniflora	60(2b)=10L+50S	30	–
Doryanthes Palmeri	48(4b)=4L+44S	12	–
D. Guilfoylei	48(4b)=4L+44S	12	–
D. excelsa	48(4b)=4L+44S	12	–
Polyantheae (cf. SATÔ 1938)			
Polyanthes tuberosa flore-pleno	60(2b)=10L+50S	30	–
Haemodorales			
Hypoxidaceae (cf. Figs. 177–179)			
Curculigo recurvata	19(2b)=6L+2S^t+10S	9	2
Rhodohypoxis baurei	12(2b)=6L+6S	6	2
R. baurei var. *platypetala*	12(2b)=6L+6S	6	2

IV. Discussion

1. Karyotype analysis and systematics

The object of karyotype analysis is in part to compare the various karyotypes in allied groups and to consider the morphological resem-

blances among them in order to get, if possible, evidence of the phylogenetic relations of the karyotypes. Accordingly, in the case of the karyotype analysis all sorts of possibilities of karyotype alteration must be taken into consideration and then a conclusion must be drawn in respect to the relation of the karyotypes.

The karyotype analysis in both families Liliaceae and Amaryllidaceae has shown that in these families the system of classification of HUTCHINSON (1934) is rather more acceptable than that of ENGLER (1930) who stressed in his classification the character of ovary either superior or inferior which led to an artificial one. Perhaps the most important result of HUTCHINSON's research came from his method of treatment of the great agglomeration of genera, which up to the present have been classified either to the Liliaceae or to the Amaryllidaceae. He has boldly thrown aside the position of the ovary as the dominating character for separating these two families and after careful considerations of all the evidence, he has been led to the view that much more importance should be attached to the type of inflorescences. He therefore places in the Amaryllidaceae all those genera which have an umbellate type of inflorescence, whether one- or many-flowered, accompanied by spathaceous bracts, a feature not met with in the true lilies. Thus *Agapanthus* and onions (Allieae), for example, despite their superior ovary, find themselves linked with the crinums and daffodils, though whether in this respect all botanists will agree as to the onion is not certain.

The size of the Liliaceae has been reduced considerably (it was already far too big) by separation such distinct group as the Trilliaceae, Smilacaceae, Ruscaceae, Xanthorrhoeaceae and Agavaceae, and HUTCHINSON has transferred to the family Amaryllidaceae the tribes Agapantheae, Alliaeae and Gilliesieae, all with a superior ovary, but with an umbellate inflorescence subtended by an involucre of one or more spathaceous bracts. With the removal from Amaryllidaceae as separate families of the Hypoxidaceae, the Alstroemeriaceae, the Agavaceae (to which are added the Dracaeneae etc., from Liliaceae), and the Velloziaceae, he has recast the Amaryllidaceae into a very homogeneous and natural group, the most distinctive and constant feature of which is the umbellate, scapose inflorescence. The Liliaceae, as thus reduced, have never a truly umbellate inflorescence. One might with reason be even more drastic and transfer the Alstroemerieae into the Liliaceae, for the alstroemerias, at any rate, are little more than lillies or fritillarias with inferior ovary, allowing the difference in their root systems.

NAKAI (1936) divided the Liliaceae into thirty-two families, that is, Ruscaceae, Asparagaceae, Smilacaceae, Gilliesiaceae, Lophiolaceae, Haemodoraceae, Calectasiaceae, Kingiaceae, Xanthorrhoeaceae, Trillia-

ceae, Philesiaceae, Sansevieriaceae, Peliosanthaceae, Dracaenaceae, Nolinaceae, Asteliaceae, Ophiopogonaceae, Aloeaceae, Yuccaceae, Herreriaceae, Eriospermaceae, Aspidistraceae, Johnsoniaceae, Aphyllanthaceae, Hewardiaceae, Colchicaceae, Melanthaceae, Dianellaceae, Liliaceae, Convallariaceae, Alliaceae and Asphodelaceae. Most of these families correspond to the families already described by the various authors such as VENTENAT, J. ST. HILAIRE, R. BROWN, DUMORTIER, SCHNIZLEIN, SPRENGEL, LINK, REICHENBACH, ENDLICHER, LINDLEY, MEISNER, AGARDH, KOCH, LOTSY etc. or those tribes arranged by ENGLER, KRAUSE and HUTCHINSON, and the result seems to indicate the natural groups of allied genera. Among the thirty-two families NAKAI described four of them in detail. He delivered lectures thrice to the students of botanical classes of the Tokyo Imperial University of his own view on those thirty-two families, however he has not published them as yet.

Aletris and *Metanarthecium* are grouped by HUTCHINSON in the tribe Narthecieae and this new arrangement is supported by the present analysis of their karyotypes.

ENGLER grouped all four genera, *Sansevieria*, *Liriope*, *Ophiopogon* and *Peliosanthes* into the subfamily Ophiopogonoideae, while HUTCHINSON transferred the genus *Sansevieria* to the tribe Dracaeneae, Agavaceae and the genus *Peliasanthes* to the tribe Peliosantheae, Liliaceae and only two remaining genera *Liriope* and *Ophiopogon* to the tribe Ophiopogoneae. NAKAI established three families, Sansevieriaceae NAKAI (1936), Peliosanthaceae NAKAI (1936) and Ophiopogonaceae LOTSY (1911). The present results of karyotype analysis in these groups supports the opinion of the latter two authors.

HUTCHINSON transferred the genus *Phormium* to the Phormieae, Agavaceae from the Hemerocallideae which included genera such as *Hosta*, *Hemerocallis*, *Leucocrinum* and *Hespercallis* etc. The karyotype of *Phormium* (b=16=4L+12S) resembles those of *Dracaena* (b=19=2L+17S) and of *Cordyline* (b=19=2L+17S), the karyotype of *Hosta* (b=30=4L+1M+25S) resembles that of the *Yucca-Agave* type (b=30=5L+25S) and the karyotype of *Hemerocallis* (b=11=1L+10S) resembles that of the *Amaryllis* type (b=11=1L+6M+4S) in Amaryllidaceae. The karyotype analysis of these genera supports HUTCHINSON's opinion that the Amaryllidaceae seem to be derived from Hemerocallideae in Liliaceae.

The karyotype analysis in Aloineae showed that this tribe was a distinct group with common similar karyotypes and new family Aloeaceae [Aloineae AGARDH (1858), Aloinaceae LOTSY (1911] was rightly established by NAKAI (1936).

According to HUTCHINSON *Aspidistra* bears on its shoulders the *Arum* family, which was considered to be a culmination of the phylogenetic

line Liliales-Aspidistreae-Arales. The present paper can not criticize this inference, for it dealt with no karyotypes in Araceae. But the karyotype of *Aspidistra* is clearly different from that of *Rohdea* and those of other allied tribes. According to NAKAI *Aspidistra* forms a new family Aspidistraceae [Aspidistreae ENDLICHER (1836), AGARDH (1838)] and *Rohdea* is grouped with those of Convallarieae and Polygonatae into Convallariaceae. This classification of these genera is in accord with the present karyotypical findings.

HUTCHINSON removed the genera *Milligania* and *Astelia* as a separate tribe Millignanieae from the Dracaeneae of ENGLER and this new tribe was ranked by NAKAI as a family Asteliaceae DUMORTIER (1829), AGARDH (1858). The karyotype of *Astelia* (b=8=5L+3S) is entirely different from that of *Dracaena* type (b=19=2L+17S).

With the removal of two genera, *Peliosanthes* and *Sansevieria* from the Ophiopogonoideae of ENGLER as separate families of Peliosanthaceae NAKAI (1936) and Sansevieriaceae NAKAI (1936), NAKAI has established a family Ophiopogonaceae LOTSY (1911) with only two genera, *Ophiopogon* and *Liriope*. This is supported by the difference of karyotypes in these genera, that is, *Peliosanthes* (b=18), *Sansevieria* (b=20), *Ophiopo-* (b=18) and *Liriope* (b=18). HUTCHINSON ranked Perliosanthaceae of NAKAI as a new tribe Peliosantheae.

We met with the same problem of ranking in a new family Dianellaceae of Nakai.

HUTCHINSON established a separate tribe Asparageae with one genus *Asparagus* from the Asparageae of ENGLER which included three other genera, *Danae, Semele* and *Ruscus*, and NAKAI ranked this tribe as a family Asparagaceae LOTSY (1911). Generally speaking, the chromosomes of *Asparagus* (b=10) are smaller than those of *Danae* (b=10) and *Ruscus* (b=10) and the karyotypical differences between them have clearly ascertained, but some phylogenetic relation of the karyotypes seems to exist in these genera.

The basic number of chromosomes in the tribe Tulipeae is twelve except *Calochortus* (b=10). HUTCHINSON added the genus *Gagea* (n=36, b=12) to this tribe from the tribe Allieae of ENGLER. NAKAI transferred a genus *Calochortus* from this tribe to a new tube Calochorteae, Melanthaceae. The karyotype analysis seems to support these giving and taking of these genera in question.

The tribe Scilleae have various karyotypes in one and the same species or genus and seem to indicate the process of karyotype alteration and divergence of new genera or tribes.

Trilliaceae DC (1816), Smilacaceae KOCH (1870) and Ruscaceae SPRENGEL (1817) are distinct families respectively with each own similar karyotype.

Alstroemeriaceae DUMORTIER (1829) is also a distinct family and the karyotypes of *Alstroemeria* (b=8) and *Bomalia* (b=9) are different from those of *Lilium* (b=12) and *Fritillaria* (b=12).

HUTCHINSON transferred the tribes Agapantheae, Allieae and Gilliesieae to the family Amaryllidaceae. While NAKAI ranked these tribes in question as families Asphodelaceae-Agapantheae NAKAI (1936), Alliaceae LINK (1829) and Gilleisiaceae LINDLEY (1836) respectively. The phylogenetic relation of karyotypes seems to exist between those of Agapantheae and Allieae and those of *Leucojum* (b=7, 11) or *Narcissus* (b=7, 10) etc., but the karyotypical differences between Amaryllidaceae and these tribes are clearly distinguished and the classification of NAKAI seems to be more suitable than that of HUTCHINSON in regard to these tribes.

One of the most interesting families is Agavaceae including six tribes, Yucceae, Dracaeneae, Phormieae, Nolineae, Agaveae and Polyantheae. The former four tribes were transferred by HUTCHINSON to Agavaceae from Liliaceae, and four families were established by NAKAI from these tribes respectively, that is, Yuccaceae AGARDH (1858), Dracaenaceae LINK (1829), Sansevieriaceae NAKAI (1936) and Nolinaceae NAKAI (1936). The karyotypes of Yucceae, Agaveae (except *Doryanthes*) and Polyantheae are of the *Yucca-Agave* type (b=30=5L+25S). The karyotypes of *Dracaena* (b=19=2L+17S), *Cordyline* (b=19=2L+17S) and *Sansevieria* (b=20=2L+18S) are similar with each other.

The karyotype of *Phormium* (b=16=4L+12S) is different from the other genera especially in its basic number, but it is resembles those of *Dracaena* and *Sansevieria* in having small chromosomes. The karyotypes of *Nolina* (b=18) and *Dasylirion* (b=19) are similar and these have larger chromosomes than those of the *Dracaena* type. The phylogenetic relation of the karyotypes in Agavaceae seems to support the classification of HUTCHINSON. ENGLER's classification in the Subfamily Dracaenoideae seems not proper and is not in accord with the present analysis of karyotypes. The tribe Milliganieae of HUTCHINSON corresponds with the family Asteliaceae of DUMORTIER (1829), AGARDH (1858) and NAKAI, and the karyotype of *Astelia* (b=8) is clearly different from that of the *Dracaena* type (b=19).

In conclusion the writer wishes to attract taxonomist's notice in the following points. Even though the system of HUTCHINSON is favourably adopted, yet the karyotypical differences are clearly ascertained by the present analysis of karyotypes in the different genera of the same tribes, especially in the following tribes, that is, *Hemerocallis* (b=11) and *Hosta* (b=30) in Hemerocallideae, *Aspidistra* (b=18) and *Rohdea* (b=19) in Aspidistreae, *Calochortus* (b=10) and other genera (b=12) in Tulipeae, *Agapanthus* (b=15) and *Tulbaghia* (b=6) in Agapantheae, *Haemanthus* (b=8, 9) and Clivia (b=11) etc. in Haemantheae. Some of them were

somewhat modified by NAKAI (1936) in his new system of Liliaceae. NAKAI (1937–'41) ranked two genera *Hemerocallis* and *Hosta* respectively to two tribes Hemerocallideae and Hostae belonging to Asphodelaceae Lotsy (1911). The genus *Rohdea* was separated by him from *Aspidistra* in Aspidestraceae NAKAI (1936) and transferred to the tribe Rohdeae in Convallariaceae Link (1828). He transferred the genus *Calochortus* to the tribe Calochorteae in Melanthaceae R. BROWN (1810) and the genus *Agapanthus* to the tribe Agapantheae in Asphodelaceae LOTSY (1911). Whether these variances in systematics and karyology are attributed to the absence of intermediate karyotypes or to the different source of karyotypes may be a serious question among others in considering the phylogeny of the group.

2. Karyotype alteration and phylogeny

In order to discuss the phylogeny of karyotypes all sorts of possibilities of karyotype alteration must be taken into consideration. NAVASHIN (1926, 1932, 1934) emphasized the dislocation hypothesis of chromosomes and amphiplasty as the possible ways of karyotype alteration; while DELAUNAY (1926) stressed on the "phylogenetische Chromosomenverkürzung" as the dominating characteristic in some genera. And DARLINGTON (1929, 1932) believed the structural hybridity of chromosomes as the result of chromosome alteration. These authors classified the types of chromosome variability respectively according to their own observations. The table of karyotype alteration given below is based upon the results of karyotype analysis in the present investigation.

KARYOTYPE ALTERATION

1) Numerical alteration of chromosomes
   - (1) Polyploidy
   - (2) Heteroploidy { Polysomy / Secondary polyploidy }
2) Structural alteration of chromosomes
   - (3) Fusion or Attachment
   - (4) Fragmentation (including deletion and duplication)
   - (5) Translocation (including interchange and duplication)
   - (6) Inversion
3) Morphological alteration of chromosome complement
   - (7) Alteration of chromosome length
   - (8) Alteration of chromosome breadth
   - (9) Alteration of SAT-constriction

(1) *Polyploidy.* As shown in table 1 many polyploid series have been found in the following genera; *Tofieldia* (2b, 4b), *Chlorophytum* (2b, 4b, 8b), *Liriope* (2b, 6b), *Ophiopogon* (2b, 4b), *Hemerocallis* (2b, 3b), *Haworthia* (2b, 6b), *Gasteria* (2b, 4b), *Streptopus* (2b, 4b), *Tricyrtis*

(2b, 4b), *Asparagus* (2b, 6b), *Amana* (2b, 4b), *Eucomis* (2b, 4b), *Scilla japonica* (2b, 3b, 4b, 5b), *Ornithogalum* (2b, 3b, 6b), *Drimiopsis* (8b, 10b), *Urginea* (2b, 3b, 4b), *Lachenalia* (2b, 4b) and *Muscari* (2b, 4b, 6b, 7b) in Liliaceae, *Allium* (2b, 4b), *Brodiaea* (2b, 4b, 7b), *Galanthus* (2b, 4b), *Nerine* (2b, 3b), *Crinum* (2b, 3b), *Zephyranthes* (2b, 4b, 7b), *Clivia* (2b, 4b), *Hymenocallis* (2b, 3b), *Hippeastrum* (2b, 4b) and *Narcissus* (2b, 3b, 6b) in Amaryllidaceae, *Dracaena* (2b, 6b), *Sansevieria* (2b, 5b) and *Agave* (2b, 3b, 4b, 5b, 6b) in Agavaceae.

Two different basic numbers are known in such polyploids as *Galanthus* (b=7, 12), *Scilla japonica* (b=8, 9) and *Brodiaea* (b=6, 7). Even if the polyploids have one and the same basic number, the karyotypes are not always multiples of one basikaryotype and suggest clearly certain other karyotype alterations in some cases.

The polyploid series were not observed, but the following genera seem to be polyploid according to the present karyotype analysis, that is, *Narthecium* (4b), *Metanarthecium* (4b), *Aletris* (4b), *Alectorurus* (4b), *Asphodeline* (4b), *Asphodelus* (4b), *Paradesia* (3b), *Calochortus* (4b) and *Veltheimia* (4b) in Liliaceae, *Smilax* (4b) in Smilacaceae, *Danae* (4b) and *Ruscus* (4b) in Ruscaceae, *Milla* (3b), *Cooperia* (4b), *Griffinia* (7b) and *Pancratium* (4b) in Amaryllidaceae and *Doryanthes* (4b) in Agavaceae.

(2) *Heteroploidy.* Many heteroploid series are known in various genera such as *Polygonatum* (2n=18, 20, 22), *Majanthemum* (2n=32, 54), *Scilla* (2n=12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 26, 29, 34, 35, 43), *Ornithogalum* (2n=10, 27, 32, 50, 54), *Puschkinia* (2n=10, 16) and *Bowiea* (2n=21) in Liliaceae, *Allium* (2n=14, 16, 17, 32), *Caloscordum* (2n=16, 17), *Nothoscordum* (2n=16, 19, 24), *Brodiaea* (2n=12, 28, 42), *Galanthus* (2n=24, 25, 28, 48), *Leucojum* (2n=14, 22), *Amaryllis* (2n=18, 22, 39), *Zephyranthes* (2n=12, 24, 38, 42), *Haemanthus* (2n=16, 18), *Hymenocallis* (2n=46, 60, 69), *Eucharis* (2n=68), *Lycoris* (2n=22, 27) and *Narcissus* (2n=14, 21, 22, 42, 42) in Amaryllidaceae and *Dracaena* (2n=38, 49, 40, ca. 114) in Agavaceae.

Many of these heteroploid plants are derived from the polysomy, elimination of chromosomes or secondary polyploidy, but some plants have also other karyotype alterations such as fragmentation, fusion, translocation or duplication. Two or more than two different basic numbers are clearly observed in one and the same genus or species, that is, *Polygonatum* (b=9, 10, 11), *Majanthemum* (b=14, 16), *Scilla* (b=6, 7, 8, 9, 10, 13), *Scilla japonica* (b=8, 9), *Ornithogalum* (b=5, 9, 16), *Lachenalia* (b=7, 8, 13) and *Puschkinia* (b=5, 8), in Liliaceae, *Allium* (b=7, 8), *Brodiaea* (b=6, 7), *Galanthus* (b=7, 12), *Leucojum* (b=7, 11), *Amaryllis* (b=9, 11), *Haemanthus* (b=8, 9), *Lycoris* (b=6, 11) and *Narcissus* (b=7, 10) in Amaryllidaceae.

The elimination of one chromosome was clearly found in *Scilla permixta* the II-type (2n=15), *Bowiea volubilis* (2n=21) and *Habranthus Andersoni* (2n=21).

The secondary polyploids were ascertained in the following genera such as *Majanthemum* (2n=54=4b−2), *Heterosmilax* (2n=62=4b+2), *Zephyranthes candida* (2n=38=6b+2), *Hymenocallis* (2n=46, 60, 69) and *Eucharis* (2n=68=6b+2).

(3) *Fusion or attachment.* One medium chromosome (M_4^s) of *Scilla ughii* IV type (2n=20) seems to be derived from the fusion between medium (M_4) and short (S_3^t) chromosomes. One medium chromosome (M_8^s) of *Scilla permixta* III type (2n=14) and of *S. ughii* I type (2n=15) seems to be formed by either fusion or translocation between medium (M_8) and short (S_3^t) chromosomes. One medium chromosome (M) of *Tricyrtis formosana* var. *stolonifera* (2n=25) and a hybrid between *T. hirta* (2n=26) and *T. formosana* var. *stolonifera* (2n=25) appears to be originated from the fusion of two short chromosomes (cf. SATÔ 1939). In these cases the point of fusion is not always ascertained, but a favourable preparation suggests the critical point. NAVASHIN denied the presence of this fused point of translocation, but the fusion of two chromosome ends or translocation of chromosome segments to the chromosome end may be traced by the characteristic morphology especially in the prophase. While the translocation between breaked ends of chromosomes, the writer thinks, does not leave its trace.

When two kinetochores of fused chromosomes are active, the dicentric chromosome is formed and may sometimes indicate a chromosome bridge. But if one kinetochore is active and another is inert, such irregular behaviour of fused chromosomes cannot be observed. Such assumption is necessary for regular survival of the fused chromosome. Such disappearance of the extra kinetochore was found in a compound chromosomes of *Scirpus lacustris* (cf. TANAKA 1938).

(4) *Fragmentation (including deletion and duplication).* Short chromosomes with terminal constrictions of *Allium condensatum* (2n=17) and *Nothoscordum fragrans* (2n=19) are derived from the fragmentation of long chromosomes with median constrictions at the point of kinetochore (cf. SATÔ 1942) and each two kinetochores of the short chromosomes seem to have origin respectively in divided halves of one kinetochore of a long chromosome. One extra short chromosome of *Caloscordum neriniflorum* (2n=16, 17) seems to indicate duplication of fragment chromosomes.

The karyotypes of many genera with various basic numbers (for instance, *Scilla* b=6, 7, 8, 9, 10, 13) seem to indicate fragmentation or following duplication by the presence of many short chromosomes, but convincing evidences cannot be easily obtained. The survival of frag-

ments is conditioned by the presence of kinetochore and fragments without kinetochore are eliminated in the process of successive mitoses, unless we assume the formation of new kinetochores which are commonly neglected.

(5) *Translocation (including interchange and duplication).* This karyotype alteration was described by NAVASHIN as "novation." Simple translocation of the distal segment of long chromosome (L_4) to the short one was clearly observed in *Gasteria gracilis* var. *minima* (Fig. 37) and this inference was verified by the basikaryotype analysis in this plant. One medium chromosome (M_3^s) of *Scilla permixta* III type (2n=14) (Fig. 89) and *S. ughii* I type (2n=15) (Fig. 90) seems to be formed by either fusion or translocation between medium (M_3) and short (S_3^t) chromosomes.

One SAT-chromosome of *Nerine undulata* (2n=22) has a secondary constriction at its distal arm, while those of other *Nerine* species have such a constriction at their proximal arm (cf. SATÔ 1938, 1942). The SAT-chromosomes of *Crinum* and *Amaryllis* show the same condition as apparently show in a *Crinum-Amaryllis* hybrid (Fig. 154). The translocation of satellites is a common occurrence in many genera such as *Tricyrtis, Aloe, Haemanthus* and *Paeonia* (cf. SINOTÔ 1938).

(6) *Inversion.* One long chromosome of one individual in *Muscari comosum* (L_2) has a submedian constriction and suggests inversion of the long chromosome with a subterminal constriction (Fig. 114). The relation between the chromosomes with a median constriction and those with a subterminal constriction may be attributed to such karyotype alteration.

Even though any differences cannot be observed by the karyotype analysis, characteristic behaviour of chromosomes such as chromatid bridge suggest an occurrence of inversion in paired chromosomes. The formation of chiasmata or crossing-overs in an inverted region of paired chromosomes may form a chromatid bridge and a fragment in the first or the second meiotic divisions. Accordingly the detection of inversion is necessary for not only the karyotype analysis but also basikaryotype analysis.

(7) *Alteration of chromosome length.* NAVASHIN insists amphiplasty which includes alteration of the chromosome length (elongation or shortening) and breadth (enlargement or attenuation) and disappearance of satellites in a complement. These condition can be easily observed in many polyploid and hybrid plants. For example some polyploid plant has a shorter chromosome complement than that of diploid and some hybrid has shorter or longer chromosome complement than that of original parental plants.

DELAUNAY stressed on the "phylogenetische Chromosomenverkürzung" which means phylogenetic shortening of particular chromosomes

in a complement of some genera such as *Muscari* and *Ornithogalum*. He assumed a satellite as an obligatory intermediary in the process of chromosome shortening in *Muscari*, but not in *Ornithogalum*, and also assumed elimination of chromosomes as a final result of gradual chromosome shortening—DELAUNAY seems to claim that the orthogenetic evolution is present in the process of karyotype alterations which he named as "Historiationen." But the chromosome shortening of DELAUNAY seems to suggest the presence of other karyotype alteration such as fragmentation or inversion which releases chromatid bridge or fragment in the first or second meiotic division.

(8) *Alteration of chromosome breadth.* The alteration of chromosome breadth is correlated with the alteration of chromosome length. The longer the chromosome length becomes, the narrower the chromosome breadth becomes. This phenomenon is experimentally induced by physical stimulus such as temperature (cf. MATSUURA 1935) and by chemical stimuli such as chloral hydrate (cf. SAKAMURA 1920), colchicine and acenaphthene. Similar condition are induced by hybridization.

(9) *Alteration of SAT-constriction.* NAVASHIN observed differential amphiplasty (disappearance of satellites of one parental complement) in a certain *Crepis* hybrids. The same result was observed by the present writer (1939) in *Tricyrtis* hybrids. The differential capacity for nucleolus organization of the chromosomes in a complement is assumed in order to explain the differential amphiplasty. Bearing such balance of nucleolar chromosomes with differential capacities in mind, we might explain the relation between nucleoli and nucleolar chromosomes in hybrids and polyploid. In *Scilla japonica* (2n=16, 18, 26, 34, 35, 43) the writer found only two nucleoli at telophase in polyploid series with following combinations of basikaryotypes, i.e., $18(K=B_2B_2)$, $26(K=B_1B_2B_2)$, and $34(K=B_1B_1B_2B_2)$, where K is karyotype, B_1 basikaryotype with 8 chromosomes and B_2 basikaryotype with 9 chromosomes. This fact was explained by the existence of two SAT-chromosomes derived from the B_2 and of no nucleolar chromosomes from the B_1 (cf. SATÔ 1941). Such disappearance of SAT-chromosomes can easily be observed in polyploids and secondary polyploids. On the contrary the mobilization of nucleolar chromosomes may be expected in the cases of elimination or deficiency of SAT-chromosomes (cf. SATÔ 1939 in *Tricyrtis*, SATÔ 1942 in *Nerine*).

V. Summary

(1) The karyotypes of one hundred and twenty-six genera in total have been analyzed from the view point of karyotype alteration and phylogeny in the following families such as Liliaceae (seventy-two genera), Tecophilaceae (one genus), Trilliaceae (two genera), Smilacaceae (two

genera), Ruscaceae (two genera), Alstroemeriaceae (two genera), Amaryllidaceae (twenty-nine genera), Agavaceae (fourteen genera) and Hypoxidaceae (two genera) (cf. Table 1). The hypothesis of SAT-chromosome has been adopted in the present analysis of karyotypes and has brought about successful results. The description of karyotypes was arranged according to the system of classification of HUTCHINSON for convenience' sake.

(2) To consider the phylogeny of plant groups a new method of karyotype analysis was adopted in the present work. The results thus obtained here have been compared with those of the systematics which exclusively dealt with the phenotypes. The system of HUTCHINSON, so far as the two families, Liliaceae and Amaryllidaceae are concerned, is more fitted for the results of karyotype analysis than that of ENGLER who stressed on the character of ovary. The present karyotypical findings also accord with the system of NAKAI especially in the family of Liliaceae.

(3) Hypotheses of karyotype alterations, that is, dislocation hypothesis of NAVASHIN, "phylogenetische Chromosomenverkürzung" of DELAUNAY and structural hybridity of DARLINGTON, were compared and discussed in relation to the present results of observations. The karyotype alterations were classified based upon the present results into three different items, namely, numerical alteration of chromosomes (polyploidy and heteroploidy), structural alteration of chromosomes (fusion, fragmentation, translocation and inversion) and morphological alteration of chromosome complement (alteration of chromosome length and breadth and alteration of SAT-constriction).

PART II. BASIKARYOTYPE ANALYSIS IN ALOINAE AND *SCILLA*

I. Introduction

By karyotype analysis made in individuals or allied groups (species, section, genus, family etc.) the basic numbers of chromosomes (bases) are determined and consequently various basikaryotypes can also be detected in them in different combinations. The resemblance of basikaryotypes is assumed to suggest a phylogenetic relationship, but further investigations in regard to the homology or phylogeny of basikaryotypes make it necessary to consider hybridization between the two forms having the basikaryotypes in question. Accordingly when hybrids cannot be got by crossing them, further analysis of the basikaryotypes is impossible. On the other hand when the two plants can be hybridized, the analysis

can be continued, homology between the basikaryotypes being judged from the chromosome behaviour in meiosis of the hybrid.

In short, the basikaryotype can be determined by the karyotype analysis and the homology, either complete or partial, among individual chromosomes composing the basikaryotype can be deduced from the state of pairing in meiosis, which is assumed to show homology of chromosomes or parts of the chromosomes. And the latter method of investigations is what we propose to call a basikaryotype analysis. Even the mere basikaryotype may suggest that chromosome changes such as fragmentation, fusion, translocation, inversion or deletion have occurred, and in some cases it may be true, but strictly speaking this is but a presumption and it can hardly be said that any convincing karyogenetical evidence has been obtained, until the basikaryotype analysis has not made (cf. SINOTÔ and SATÔ 1940).

In the present paper the basikaryotype analysis in Aloinae and *Scilla* showed not only the fulfilment of the inference by means of the karyotype analysis in them, but also more detailed differentiation of the basikaryotypes such as inversion, translocation etc. could be traced by analyzing the state of pairing in meiosis.

II. Material and Methods

Gasteria gracilis var. *minima* and two intergeneric hybrids between *Aloe* and *Gasteria* were raised in the Koisikawa Botanic Garden of the Tokyo Imperial University. *Scilla permixta*, *S. ughii* and *S. autumnalis* were also raised from the seeds imported from abroad. *Scilla japonica* was collected at various localities such as Iwanuma near Sendai in Miyagi Prefecture, Hukuoka City in Hukuoka Prefecture and on the premises of the Tokyo Imperial University.

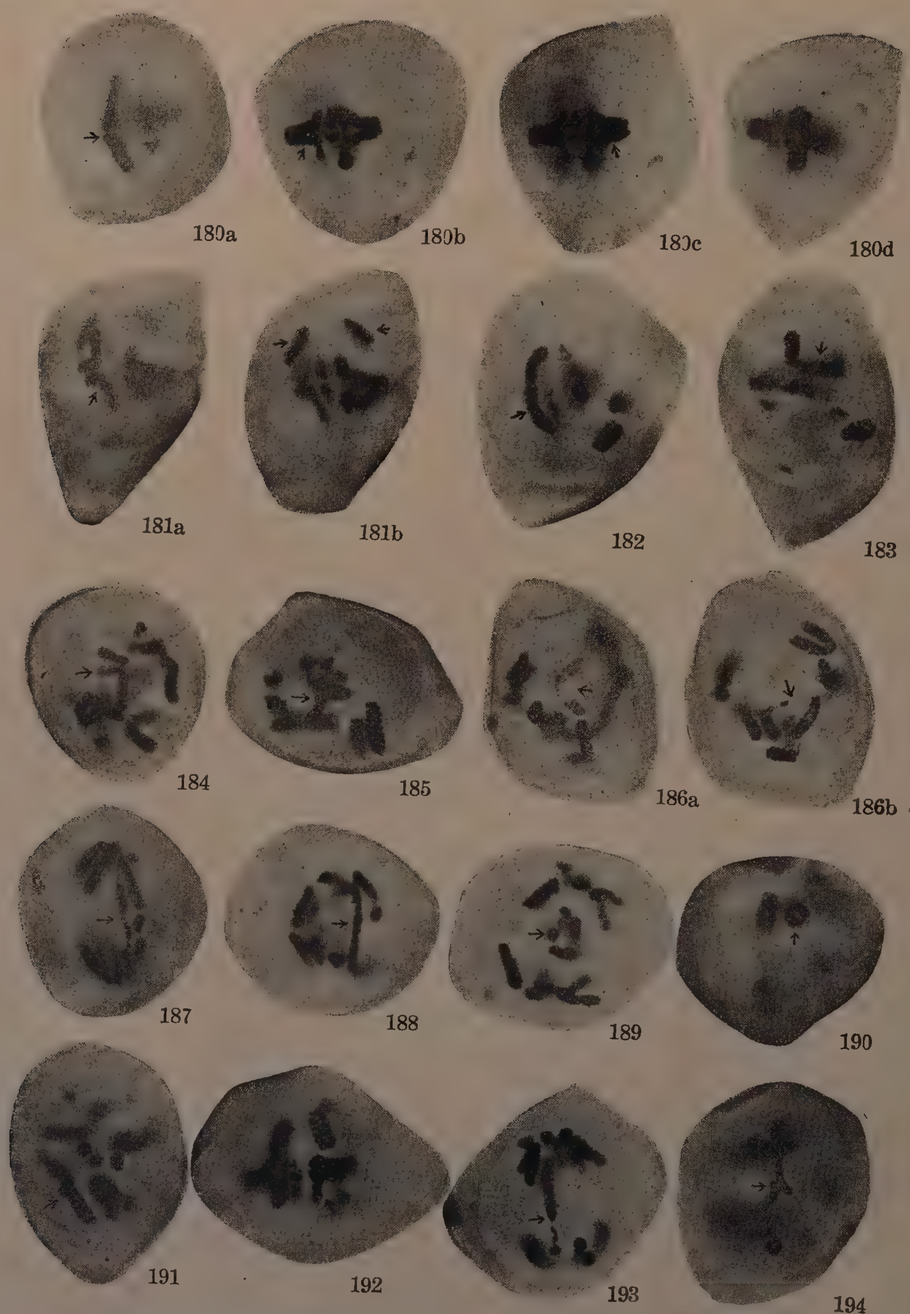
The aceto-carmine smear method and permanent smear method were used in the pollen mother cells of Aloinae plants, the fixative being the Bonn modification of FLEMMING's solution while the gentian violet method was used for staining in the latter method. The pollen mother cells and polllen grain of *Scilla* species were observed principally by employing the aceto-carmine method.

III. Observation

A. Basikaryotype analysis in Aloinae

1. Intergeneric hybrid between *Aloe variegata* ($2n=14$) ♀ and *Gasteria verrucosa* var. *latifolia* ($2n=14$) ♂.

This hybrid has fourteen somatic chromosomes and its karyotype is designated as $K=4L+4L^t+6S$. Accordingly seven bivalents are formed



Figs. 180–194. Basikaryotype analysis in an intergeneric hybrid between *Aloe variegata* ♀ (2n=14) *and Gasteria verrucosa* var. *latifolia* ♂ (2n=14). 180, four pairs of long chromosomes from one and the same nuclear plate, side view. a, reductional separation of L_4L_1 pair. b, L_2L_2 pair. c, L_3L_3 pair.

in the first meiotic metaphase of more than half of the pollen mother cells (Tab. 2) (Fig. 191, 197), which show the homology of the two basikaryotypes, but two heteromorphic bivalents of long chromosomes (Figs. 180–183, 197), two or four univalents of long chromosomes are also observed (Figs. 181, 185, 200, 207) and it suggests that there is partial homology of the chromosomes. As a result of careful observation four kinds of chromatid bridges accompanied by fragments can be found (Fig. 195, II–V types). Such abnormal behaviour of the bivalent chromosomes may be due to inversion of a chromosome segment which includes no kinetochore. The chiasma formation or crossing-over in the inverted region of paired bivalents releases chromatid bridge and fragment in the first or second meiotic divisions.

The L_2L_2 pair has an inversion near the kinetochore at the distal arm and releases a large fragment in the first meiotic division (Figs. 185, 186a, 200, 201) (IIa–c type) or a short chromatid bridge in the second division (Fig. 199) (IId type). The L_3L_3 pair has an inversion at the distal arm and forms a chromatid bridge accompanied by a fragment in the first meiotic division (Figs. 187, 188, 202) (IIIa type) or in the second division (Fig. 203) (IIId type). The L_4L_1 pair has two inversions at both proximal and distal arms. The former results in irregular separation such as shown in Figs. 186a, 189, 201 and 204. The latter forms a chromatid bridge and a small fragment on the first meiotic division (Fig. 205) (Va type) or a ring-formed chromosome which may form a bridge in the second division (Figs. 190, 206) (Vb type).

In the case of inversion when there is a kinetochore the abnormal chromosome behaviour shows a feathure somewhat different from that of chromatid bridges with fragments. In practice such a case was detected by a characteristic separation of heteromorphic chromosomes (L_1L_4 pair) of which one chromatid had both the long arm of two chromosomes (Figs. 184, 198 (Ib type).

---

d, equational separation of L_1L_4 pair. 181, two heteromorphic pairs of long chromosomes. a, reductional separation of L_1L_4 pair. b, two univalents of L_4L_1 pair. 182, reductional separation of L_1L_4 pair. 183, reductional separation of L_4L_1 pair. 184, irregular separation of L_1L_4 pair (Ib type) (cf. Fig. 198). 185, irregular type of L_2L_2 pair (IIa type) (cf. Fig. 200). 186, two irregular types of long chromosomes. a, abnormal separation of L_2L_2 pair (IIc type) (cf. Fig. 201). b, irregular separation of L_4L_1 pair (IVb type) (cf. Fig. 201). 187, chromatis bridge and fragment of L_3L_3 pair (IIIa type). 188, chromatid bridge and fragment of L_3L_3 pair (IIIa type) (cf. Fig. 202). 189, abnormal separation of L_4L_1 pair (IVa type). 190, ring-formed chromosome of L_4L_1 pair (Vb type) (cf. Fig. 206). 191, tandem association of L_2L_2 pair (VI type) (cf. Fig. 197). 192, quadripartite of L_2L_2 pair and S_2S_2 pair (VIIa type) (cf. Fig. 207). 193, chromatid bridge of L_2 and S_2 chromosomes (VIIIc type) (cf. Fig. 208). 194, chromatid fusion of inverted region seen in the second meiotic division. ×930.

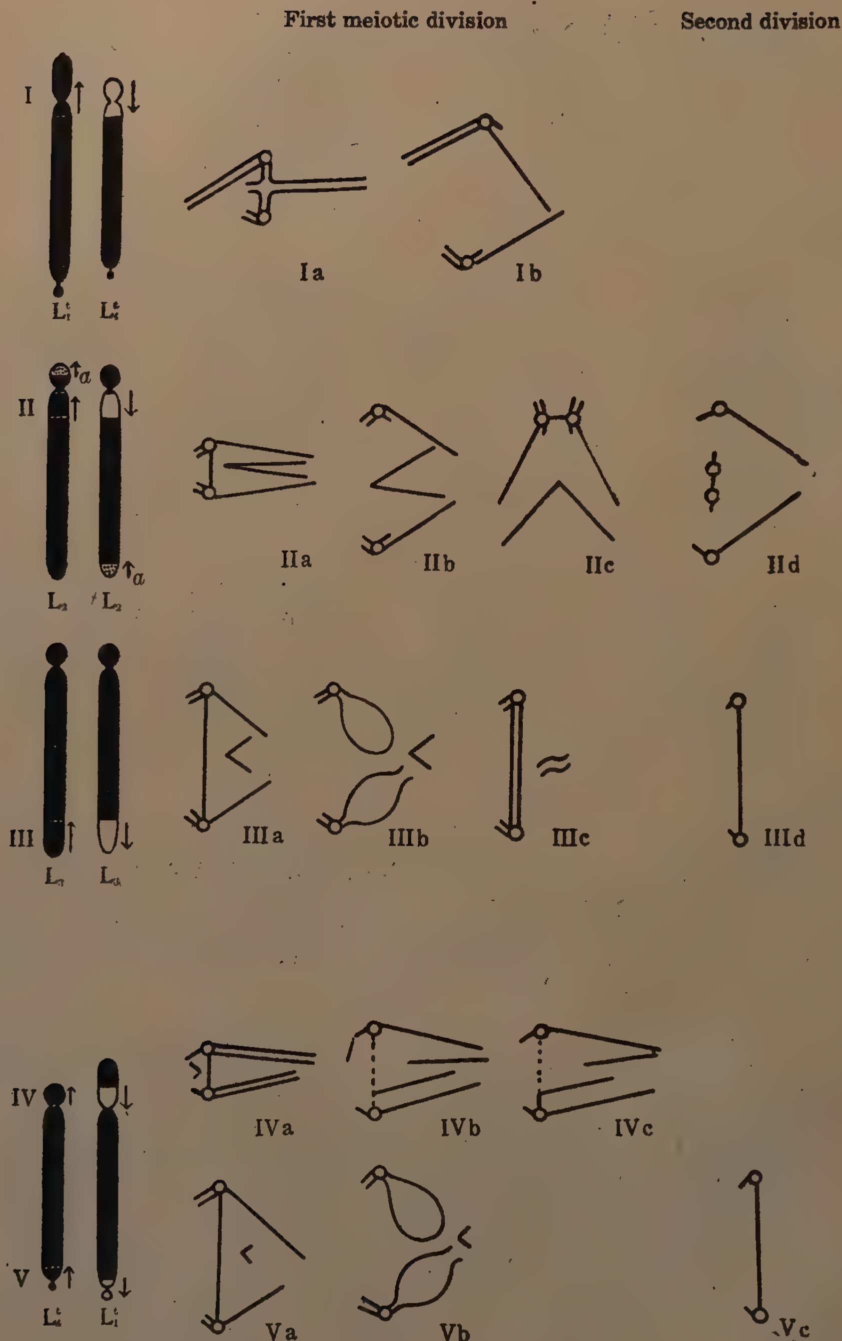


Fig. 195. Diagram of five types of inversions. Clear portions of chromosomes represent inverted regions and dotted portion are homologous with each other. Arrows indicate direction of homologous segments.

Accordingly five kinds of inversions were analyzed, these being located in four pairs of the long chromosomes (Fig. 195). Besides these inversions one translocation was found, that is, the distal end of a long chromosome (L_2) was homologous with the proximal end of another long chromosome (L_2); moreover, this homologous region was also associated with the distal region of one of the short chromosomes (S_2). Consequently tandem chromosomes of the L_2L_2 pair are rarely found (Figs. 191, 197)

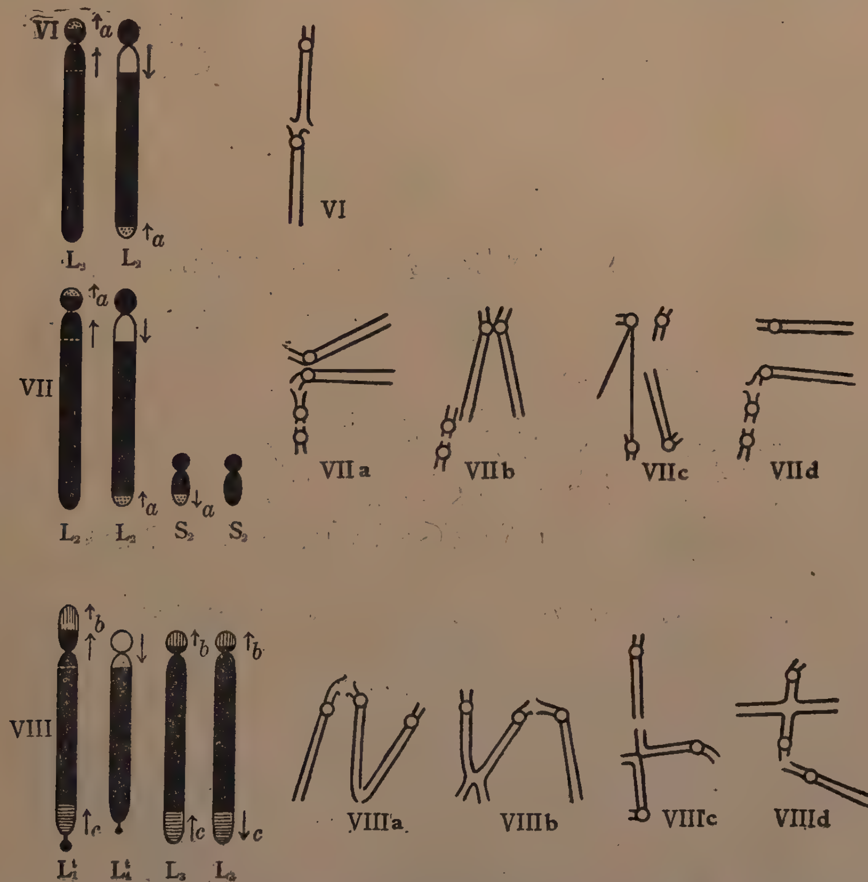


Fig. 196. Diagram of partial homology of chromosomes. Dotted and hatched portions are respectively homologous with each other. Arrows indicate direction of homolgous segments.

(VI type) and a quadripartite consisting of two long and short bivalents is also rarely formed (Figs. 192, 196 VIIa type, 207). A chromatid bridge of L_2 and S_2 chromosomes which seems to be derived from the chiasma formation or crossing-over in the inverted region was very rarely observed (Figs. 193, 208).

This translocation of the chromosome segments between long and short chromosomes may explain the difference in the typical *Aloe* and

Figs. 197–208. Basikaryotype analysis in an intergeneric hybrid between *Aloe variegata* (2n=14) and *Gasteria verrucosa* var. *latifolia* (2n=14). 197, seven bivalents (four long and three short chromosomes) especially two heteromorphic bivalents (L_1L_4 and L_4L_1) and tandem chromosome pair (L_2L_2) (cf. Fig. 191). 198, irregular separation of L_1L_4 pair (Ib type) (cf. Fig.

Gasteria as regards the SAT-chromosomes, that is, the latter in *Aloe* are $2L_4^t+2S^t$, and in *Gasteria* $2L_1^t+2L_4^t$.

TABLE 2. Chromosome configuration in the first meiotic metaphases of pollen mother cells in *Aloe variegata* (2n=14)×*Gasteria verrucosa* var. *latifolia* (2n=14)

	$1_{IV}+5_{II}$	7_{II}	$6_{II}+2_{I}$	$5_{II}+4_{I}$	Total
Preparation 1	2	125	68	4	199
" 2	0	8	31	5	44
" 3	1	20	7	2	30
Total	3	153	106	11	273

Equational and reductional separations of heteromorphic bivalents (Figs. 197 a, d, 198 a, 199, 200) were clearly observed and the ratio of equational to reductional separations was less than 2:1 which was expected from at random separation of kinetochores (cf. MATSUURA 1937).

TABLE 3. Equational and reductional separations of heteromorphic bivalents (L_1L_4 and L_4L_1 pairs) in the first meiotic anaphase of hybrid between *Aloe variegata* and *Gasteria verrucosa* var. *latifolia*.

Nos. of PMC	Nos. of heteromorphic pairs	Nos. of univalents	equational	reductional
56	112	41×2	42	29

The univalents are distributed at random in the first meiotic division and separated longitudinally in the second meiotic division. This observation forms a contrast to the results of *Scilla* in which univalents are regularly separated longitudinally in the first meiotic division.

2. Intergeneric hybrid between *Aloe variegata* (2n=14) and *Gasteria gyûzetu* (2n=14) and its reciprocal hybrid.

This hybrid has fourteen somatic chromosomes and its karyotype is designated as $K=5L+3L^t+6S$. Accordingly seven bivalents are expected and actually formed in the first meiotic division (Fig. 209), but partial

183). 199, chromatid bridge and fragment of L_2L_2 pair in the second meiotic division (IId type). 200, irregular type of L_2L_2 pair (IIa type) (cf. Fig. 185). 201, irregular separation of L_2L_2 pair (IIc type) (cf. Fig. 186a) and L_4L_1 pair (IVb type) (cf. Fig. 186b). 202, chromatid bridge and fragment of L_3L_3 pair (IIIa type) (cf. Fig. 188) and irregular separation of L_4L_1 pair (IVc type). 203, chromatid bridge and fragment of L_3L_3 pair in the second meictic division (IIId type). 204, irregular separation of L_4L_1 pair (IVb type). 205, chromatid bridge and fragment of L_4L_1 pair (Va type). 206, abnormal separation of L_2L_2 pair (IIb type) and L_4L_1 pair (Vb type) (cf. Fig. 190). 270, quadripartite chromosomes of L_2L_2 and S_2S_2 pairs (VIIa type) (cf. Fig. 192), reductional separation of L_1L_1 pair and free univalents of L_4L_1 pair. 208, abnormal separation of quadripartite of L_2L_2 and S_2S_2 pairs (VIIc type) (cf. Fig. 193). ×1300.

homologous chromosomes forming a maximum of six univalents are similarly found (Tab. 4). The L_2L_2 pair has an inversion near the kinetochore at the long arm and releases a large fragment in the first meiotic division (Figs. 195 IIb type, 215). The L_3L_3 pair has an inversion at the distal end and forms a chromatid bridge and a fragment in the first meiotic division (Figs. 195 IIIa type, 214). The L_4L_1 pair has an inversion at the proximal arm and shows an irregular separation of chromosomes



Fig. 209–217. Basikaryotype analysis in an intergeneric hybrid between *Gasteria gyûzetu* (2n=14) and *Aloe variegata* (2n=14). 209, seven bivalents (four long and three short chromosomes) especially showing two heteromorphic bivalents (L_1L_4 and L_4L_1) and tandem association of L_2L_2 pair. 210, tripartite and univalent chromosomes (VIIIa type) of L_1L_4 and L_3L_3 pairs. 211, free univalents of L_2L_2 pair. 212, tripartite and univalent chromosomes of L_1L_4 and L_3L_3 pairs (VIIIa type) and also similar tripartite and univalent chromosomes of L_2L_2 and S_2S_2 pairs. 213, tripartite and univalent chromosomes of L_1L_4 and L_3L_3 pairs (VIIIc type) and free univalents of L_4L_1 pair. 214, chromatid bridge and fragment of L_3L_3 pair. 215, abnormal separation of L_2L_2 pair (IIb type). 216, 217, abnormal separations of L_4L_1 pairs. ×1300.

(Figs. 195 IVb type, 216, 217). Beside these three inversions one translocation which is resulted in the tandem chromosomes of the L_2L_2 pair is rarely observed (Figs. 196 VI type, 209). And this homologous region was also found in the distal end of the short chromosome (S_2). Consequently a quadripartite of the L_2L_2 and S_2S_2 pairs (Figs. 196 VIId type, 212) could be observed in the rare case.

Besides these cases of abnormal chromosome behaviours (II, III, IV, VI, VII types) which were also found in the hybrid between *Aloe variegata* and *Gasteria verrrucosa* var. *latifolia*, one tripartite of the long chromosomes was often found (Figs. 196 VIII type, 210, 212, 213). It consists of one pair of the most stable bivalents (L_3L_3) and a L_1 chromosome, judging from the chromosome configurations in meiosis.

TABLE 4. Chromosome configurations in the first meiotic metaphases of pollen mother cells in *Aloe variegata* (2n=14) × *Gasteria gyûzetu* (2n=14)

	7_{II}	$1_{III}+5_{II}+1_{I}$	$6_{II}+2_{I}$	$1_{III}+4_{II}+5_{I}$	$5_{II}+4_{I}$	$1_{III}+3_{II}+5_{I}$	$4_{II}+6_{I}$	Total
Preparation 1	8	2	16	6*	24	1	4	
" 2	4	1	6	0	10*	1	2	
Total	12	3	22	6	34	2	6	85

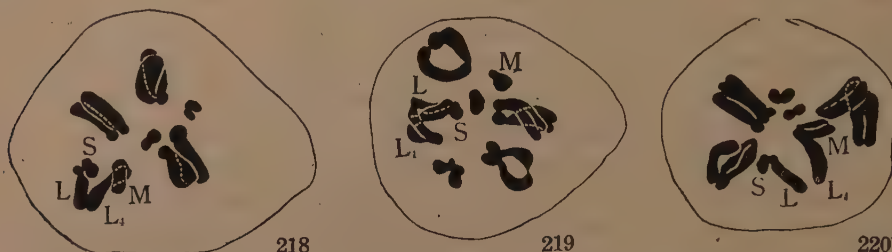
* A univalent of a small chromosome instead of a large one was observed once in each case.

3. Simple translocation in *Gasteria gracilis* var. *minima* (2n=14).

This plant has a particular karyotype i.e., eight long, one medium and five short chromosomes instead of eight long and six short chromosomes as in the other Aloinae species. The medium chromosome (M) may be derived from the long chromosomes (L_4) by fragmentation. One long chromosome (L) seems to be derived from the translocation of the distal end of the long chromosome (L_4) to one of the short chromosomes. Consequently this karyotype suggests the simple translocation between long and short chromosomes. But this inference can not be verified merely by the karyotype analysis without observation being made on the chromosome pairing in meiosis (cf. SATÔ 1937).

One quadripartite and five bivalents were clearly observed in the first meiotic metaphase and the arrangement of chromosomes in this quadripartite was SLL_4M which was expected from simple translocation of the long and short chromosomes (Fig. 218). But these chromosomes were found as a tripartite and a univalent or as two heteromorphic bivalents besides this characteristic quadripartite. Consequently one univalent of medium chromosome and a tripartite (SLL_4) are found in some cases (Fig. 219), one univalent of short chromosome and a tripartite (LL_4M) are found in other cases and two heteromorphic bivalents (SL and L_4M) are also found in rare cases (Fig. 220).

The basikaryotype analysis in this plant thus verified the inference of simple translocation between the long and short chromosomes which was assumed merely by the karyotype analysis.

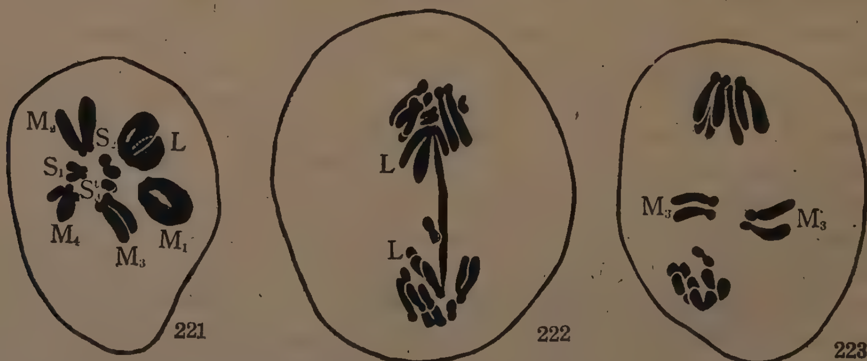


Figs. 218–220. Basikaryotype analysis in *Gasteria gracilis* var. *minima* (2n=14) having a simple translocation between long and short chromosomes. One long chromosome (L) is derived from translocation of the distal segment of long chromosome (L_4) to the distal end of short chromosome (S) and one medium chromosome (M) is formed owing to deficiency of the distal segment of long chromosome (L_4). 218, quadripartite chromosomes (SLL_4M). 219, tripartite and univalent chromosomes (SLL_4 and M). 220, two heteromorphic bivalents (SL and L_4M). ×1300.

B. Basikaryotype analysis in *Scilla*

1. *Scilla permixta* (2n=14, 15, 16).

Three different forms in this species are designated as I-type (2n=16), II-type (2n=15) and III-type (2n=14). The I-type has a similar karyotype to that of *Scilla peruviana* (2n=16) and this indicated as follows; $K=2L+8M+4S+2S^t$ (Fig. 251a). Eight bivalents are regularly



Figs. 221–223. Basikaryotype analysis in *Scilla permixta* the I-type (2n=16, $K=2L+8M+4S+2S^t$). 221, eight bivalents (one long, four medium and three short chromosomes). 222, chromatid bridge and fragment of long chromosome pair. 223, longitudinal split of univalent chromosomes (M_3) in the first meiotic anaphase. ×1000.

formed in the first meiotic division (Fig. 221), but some irregularities of long and medium chromosome pairs are very rarely found. One chromatid bridge and one small fragment of the long chromosome pair were rarely formed in the first meiotic division (Fig. 222). This observation suggests that the long chromosome has a small inversion at the distal end and chiasma formation or crossing-over was occurred in this inverted region. Similarly a small inversion seems to be found at the proximal arm of one medium chromosome pair (M_3), and this pair rarely remains as two univalents. Univalents are regularly separated longitudinally in the first meiotic anaphase after separation of the bivalents (Fig. 223).

The II-type is characterized by elimination of one small chromosome (S_3^t) with a satellite and a medium chromosome with a satellite at the proximal end (M_4^t) which is resulted from translocation of a satellite to the M_4 chromosome ($K=2L+7M+1M^t+4S+1S^t$) (Fig. 251 b). Seven bivalents and one univalent are expected immediately from this karyotype (Fig. 224), but other irregularities are often found in the medium and short chromosome pairs (M_3, M_4 and S_3^t). The M_3 chromosome pair has an inversion at the proximal end, for this pair sometimes laggs behind (Fig. 225) and forms a chromatid bridge in the first meiotic anaphase (Fig. 226) and sometimes does not pair and remains as two univalents (Fig. 227). These univalents separate regularly longitudinally in the first meiotic anaphase after separation of the bivalents (Fig. 228).

The M_4^t chromosome is different from the M_4 in having a satellite at the proximal end, but sometimes members of this pair also remain as two univalents inspite of no inversion (Fig. 229). The S_3^t chromosome usually forms a univalent, but rarely forms a tripartite by pairing with the distal end of the M_3 chromosome pair (Fig. 229). These univalents usually lag behind and are separated longitudinally in the first meiotic anaphase and distributed at random in the second meiotic division, but sometimes these univalents are distributed at random in the first meiotic division (Figs. 230, 231). When one tripartite and six bivalents are formed in the first metaphase, lagging and longitudinal split of univalent chromosomes can not be observed and eight chromosomes are distributed to one pole and seven chromosomes to the other pole (Fig. 232).

The III-type has fourteen somatic chromosomes and its karyotype is shown as follows; $K=2L=6M+1M^s+1M^t+4S$ (Fig. 251c). This type clearly indicates elimination of the two S_3^t chromosomes and has two other SAT-chromosomes, that is, a M_4^t chromosome with a satellite at the proximal end of the M_4 and a M_3^s chromosome with a secondary constriction at the distal arm which seems to be derived from translocation of the S_3^t chromosome at the distal end of the M_3 chromosome. Seven bivalents are expected to occur and actually observed in the first meiotic division (Fig. 233), but besides these bivalents some univalents are rarely found in



Figs. 224–232. Basikaryotype analysis in *Scilla permixta* the II-type ($2n=15$, $K=2L+7M+1M^t+4S+1S^t$). 224, seven bivalents and one univalent (S_3^t). 225, longitudinal split of univalent chromosome (S_3^t) and lagging chromosome (M_3). 226, longitudinal split of univalent chromosome (S_3^t) and irregular separation of M_3 pair. 227, six bivalents and three univalents (M_3 pair and S_3^t). 228, longitudinal split of univalent chromosomes (M_3 pair and (S_3^t) 229, one tripartite ($M_3M_3S_3^t$), five bivalents and two univalents (M_4M_4). 230, longitudinal split of univalent chromosomes (M_4 pair) and at randon position of one univalent chromosome (S_3^t). 231, longitudinal split of univalent chromosomes (M_4 and (S_3^t) and at random position of one univalent chromosome (M_4). 232, distribution of eight chromosomes at one pole and seven chromosomes at the other pole. It seems to be derived from the following configuration, one tripartite and six bivalent chromosomoes. ×1000.

the M_3 and M_4 chromosome pairs, because the M_3^s chromosome has not only a translocated S_3 chromosome at the distal arm in addition to the normal M_3 chromosome, but also seems to have a small inversion at the proximal arm and thus does not pair with the M_3 chromosome, so they



Figs. 233–238. Basikaryotype analysis in *Scila permixta* the III-type (2n=14, K=2L+6M+1M^s+1M^t+4S). 233, seven bivalents (one long, four medium and two short chromosomes) especially showing a heteromorphic bivalent ($M_3^sM_3$ pair). 234, six bivalents and two univalents of medium chromosomes (M_3^s and M_3). 235, six bivalents and two univalents of other medium chromosomes (M_4^t and M_4). 236, longitudinal split of univalent chromosomes (M_3^s and M_3) in the first meiotic anaphase. 237, irregular distribution of medium chromosomes (M_4^t and M_4) which may be attributed to the longitudinal split of only one univalent in the first division. 238, irregular distribution of medium chromosomes (M_3^s and M_3). ×1000.

may remain as two univalents (Fig. 234), and the M_4^t chromosome has a satellite in addition to the normal M_4 chromosome at the proximal end and rarely does not pair with the M_4, remaining as two univalents (Fig. 235). These univalents are separated usually longitudinally in the first

meiotic anaphase (Fig. 236) and distributed at random in the second division and rarely also distributed at random in the first division (Figs. 237, 238).



Figs. 239–247. Basikaryotype analysis in *Scilla ughii* the I-type ($2n=15$, $K=2L+6M+1M^s+1M^t+4S+1S^t$). 239, six bivalents and one tripartite chromosomes ($M_3M_3^sS_3^t$). 240, six bivalents and one tripartite chromosomes ($M_3^sS_3^tM_3$). 241, six bivalents and one heteromorphic bivalent ($M_3^sS_3^t$) and one univalent (M_3). 242, longitudinal split of univalents of medium chromosomes (M_3^s and M_3) in the first meiotic anaphase. 243, irregular separation of heteromorphic pair (M_3^s and M_3). 244, longitudinal split of univalents of medium and short chromosomes (M_4 pair and S_3^t). 245, chromatid bridge and fragment of a short chromosome pair (S_2) and longitudinal split of a univalent chromosome (M_3). 246, longitudinal split of univalents of medium and short chromosomes (M_4 pair and S_3^t) and fragment in the first meiotic anaphase. 247, chromatid bridge and fragment of a long chromosome pair in the first meiotic anaphase. ×1000.

2. *Scilla ughii* (2n=15, 20)

The karyotypes of this species are similar to those of *Scilla peruviana* and *S. permixta*. Five different forms of this species are designated as I-type (2n=15), II-type (2n=17), III-type (2n=19), IV-type (2n=20) and V-type (2n=22). Among them the I- and IV-types were bloomed and their basikaryotype analyses were carried out in the present work. The I-type has the following karyotype, $K=2L+6M+1M^s+1M^t+4S+1S^t$ (Fig. 251d) which resembles very much the II-type of *S. permixta* (2n=15), but is different in having three SAT-chromosomes. The M^s_3 chromosome has a translocated S^t_3 chromosome as a secondary constriction at the distal end, the M^t_4 chromosome has a satellite at the proximal end and the rest SAT-chromosome is the S^t_3 chromosome. In this type seven bivalents and one univalent of the S^t_3 chromosome are expected in the first meiotic metaphase, but other irregularities were observed besides this configuration of chromosomes. The M_3 chromosome pair has one inversion at the proximal arm and rarely forms a chromatid bridge and a fragment (Fig. 243) and sometimes remains as two univalents (Fig. 242). The M^t_4 and M_4 chromosomes do not pair and remain each as univalent. Usually the S^t_3 chromosome is observed as univalent, but sometimes it pairs with the distal arm of the M^s_3 or M_3 chromosome forming tripartite chromosomes (Figs. 239, 240). In some cases the S^s_3 chromosome associates either interstitially with the M^s_3 and M_3 chromosomes (Fig. 240) or forms a heteromorphic bivalent (Fig. 241).

A chromatid bridge and a fragment were clearly observed in each of the long (L) and short (S_2) chromosome pairs and this suggests the presence of small inversions at the distal arms. These chromosomes have never remained as free univalents.

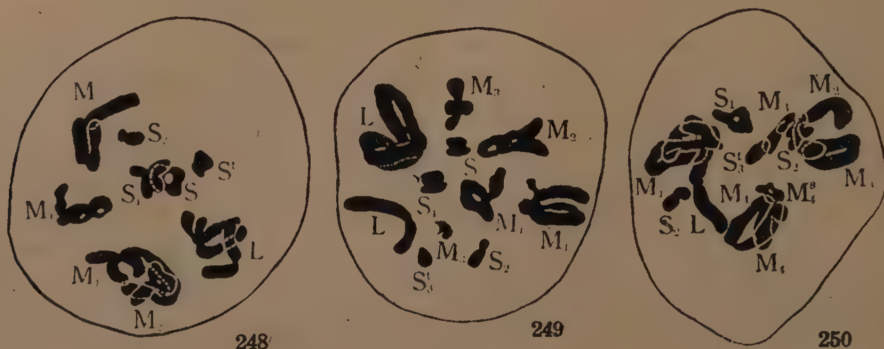
The univalent chromosomes usually split longitudinally in the first meiotic division and are separated at anaphase and distributed at random in the second division (Figs. 242, 244, 246) as in the cases of *S. permixta*. But such at random distribution of univalent chromosomes was also rarely observed in the first meiotic anaphase (Fig. 245).

The IV-type has twenty somatic chromosomes and its karyotype is shown as $K=3L+10M+1M^s_4+5S+1S^t$ (Fig. 251 e). More exactly speaking, three long, three M_1, two M_2, three M_3, three M_4, two S_1, three S_2 and one S^t_3 consist of this karyotype and one particular SAT-chromosome, M^s_4, seems to be derived from fusion of the S^t_3 and M_4 chromosomes at both proximal ends.

One S^t_3 chromosome always remains as an univalent and very rarely pairs with the M^s_4 chromosome, and three S_2 chromosomes usually form one bivalent and one univalent instead of a trivalent (Figs. 248–250). Other chromosomes (L, M_1, M_3, and M_4) often find themselves as trivalents

(Fig. 248), but sometimes form one bivalent and one univalent respectively. The chromosome configurations in the first meiotic metaphase are shown as follows: $9=1_{IV}(M_{4\,III}-S_3^t)+2_{III}$ (L and M_1)$+4_{II}$ (M_2, M_3, S_1 and S_2)$+2_I$ (M_3 and S_2), $9=4_{III}$ (L, M_1, M_3 and M_4)$+3_{II}$ (M_2, S_1 and S_2)$+2_I$ (S_2 and S_3^t) (Fig. 248). $10=3_{III}$ (L, M_1 and M_4)$+4_{II}$ (M_2, M_3, S_1 aud S_2)$+3_I$ (M_3, S_2 and S_3^t) (Fig. 250), $11=2_{III}$ (M_1 and M_4)$+5_{II}$ (L, M_2, M_3, S_1 and S_2)$+4_I$ (L, M_3, S_2 and S_3^t) (Fig. 249), etc.

One M_3 chromosome has a longer proximal arm than other two M_3 chromosomes and has a small inversion at the proximal arm rarely showing a chromatid bridge in the first meiotic anaphase. The univalent chromosomes usually split longitudinally in the first meiotic anaphase after separation of the bivalents and are distributed at random in the second division.



Figs. 248–250. Basikaryotype analysis in *Scilla ughii* the IV-type ($2n=20$, $K=3L+10M+1M^s+5S+1S^t$). 248, four trivalents (L, M_1, M_3 and M_4), three bivalents (M_2, S_1 and S_2) and two univalents (S_2 and S_3^t). 249, two trivalents (M_1 and M_4), five bivalents (L, M_2, M_3, S_1 and S_2) and four univalents (L, M_3, S_2 and S_3^t). 250, three trivalents (L, M_1 and M_4), four bivalents (M_2, M_3, S_1 and S_2) and three univalents (M_3, S_2 and S_3^t). ×1000.

3. *Scilla chinensis* (2n=18, 26, 34, 35)

Various karyotypes were already found in *Scilla chinensis* (2n=16, 18, 26, 34, 35, 43), but these polyploid series can be explained by combinations of the two basikalyotypes, B_1 with 8 chromosomes and B_2 with 9 chromosomes, namely, $K=16=B_1B_1$, $K=18=B_2B_2$, $K=26=B_1B_2B_2$, $K=34=B_1B_1B_2B_2$, $K=35=B_1B_2B_2B_2$ and $K=43=B_1B_1B_2B_2B_2$ (K=karyotype; B=basikaryotype). In these cases, V-shaped chromosomes belonging to the B_1 seem to have been formed by translocation or fusion of the two chromosomes belonging to the B_2. In order to know what genetical connection exists between these basikaryotypes, necessity is here insisted upon of

observing the chromosome behaviour in meiosis of the plants and their hybrids having these basikaryotypes, namely of carrying out the basikaryotype analysis (cf. SINOTÔ and SATÔ 1940).

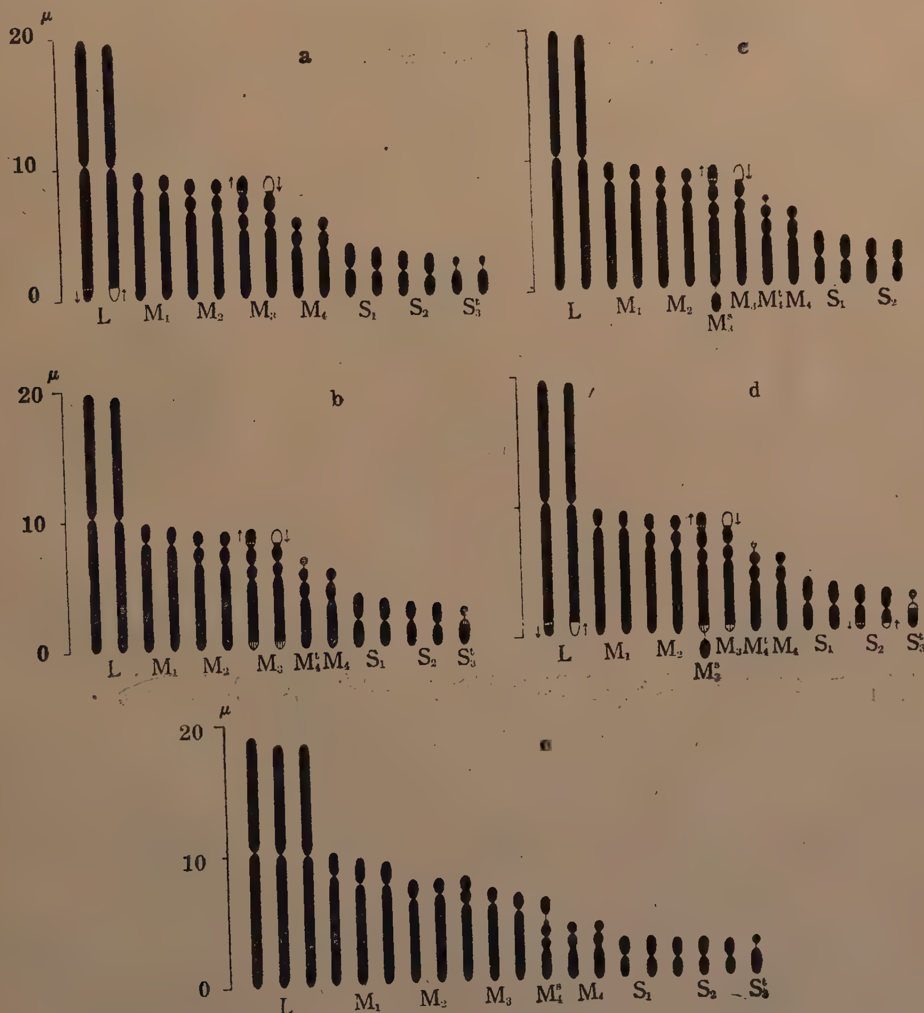


Fig. 251, Diagrams of karyotypes in *Scilla permixta* (a–c) and *S. ughii* (d, e). Clear portions of chromosomes represent inverted regions and hatched portions are homologous with each other. Arrows indicate direction of homologous segments. a, *S. permixta* I-type (2n=16). b, II-type (2n=15). c, III-type (2n=14). d, *S. ughii* I-type (2n=15). e, IV-type (2n=20).

In the B_2B_2 plants (2n=18) of *Scilla chinensis*, nine bivalents are regularly formed in the first meiotic division of pollen mother cells (Fig. 252) and succeeding divisions also progress normally without microscopically visible irregularities.



Figs. 252–261. Basikaryotype analysis in *Scilla chinensis* (2n=18, 26, 34 and 35). 252, nine bivalents in the first meiotic metaphase of *Scilla chinensis* (2n=18). 253–257, *Scilla chinensis* (2n=26). 253, nine bivalents and eight univalents including one long chromosome with median constriction. 254, two chromatid bridges and two fragments in the first meiotic anaphase. 255, chromatid bridges and fragment in the first and second meiotic divisions. 256, two chromatid bridges and two fragments in the first meiotic division

In the $B_1B_2B_2$ plant (2n=26) of *Scilla chinensis*, nine bivalents and eight univalents ($9_{II}+8_I$) are regularly formed in the first meiotic division of pollen mother cells (Fig. 253). Chromatid bridges and fragments which indicated the presence of inversion in several chromosomes were frequently observed in the first and second divisions (Figs. 253–255) (Table 5). The frequency of chromatid bridges per pollen mother cell in the first meiotic division was 37 per cent. and that of the second division was 20 per cent. and the total frequency of chromatid bridge was 55.5 per cent. (Table 5). The frequency of fragments in the first meiotic metaphase or anaphase per pollen mother cells was much higher than the frequency of chromatid bridges.

TABLE 5. Frequency of chromatid bridges in the first (b_I) and second meiotic divisions (b_{II}) of *Scilla chinensis* (2n = 26). b_I = bridge in the first meiotic division. b_{II} = bridge in the second meiotic division.

	Three bridges		Two bridges			One bridge		No bridge	Lagging chromosomes
	$2b_I+1b_{II}$	$1b_I+2b_{II}$	$2b_I$	$1b_I+1b_{II}$	$2b_{II}$	$1b_I$	$1b_{II}$		
Frequency..	1	0	7	2	2	64	36	60	28

TABLE 6. Frequency of fragments in the first and second meiotic metaphase or anaphase in *Scilla chinensis* (2n = 26)

	Number of fragments per pollen mother cell			
	2 fragments	1 fragment	no fragment	Total
Frequency	9	41	12	62

These irregularities seem to be attributed to the presence of inversion in the paired chromosomes. If eight univalents are derived from the chromosomes of the B_1 and nine bivalents are derived from the chromosomes of the B_2. When such inference is adopted, we must presume the presence of inversions in several chromosome pairs derived from the basi-

---

and one chromatid bridge and one fragment in the second division. 257, four metaphase plates of the primary divisions of pollen grains. Some plate has both long chromosome and SAT-chromosome (a) and other plates have only SAT-chromosomes (b–d). a, metaphase plate of fourteen chromosomes and one fragment especially showing one long chromosome with median constriction and one SAT-chromosome. b, metaphase plate of thirteen chromosomes. c, metaphase plate of twelve chromosomes and one fragment. d, metaphase plate of twelve chromosomes. 258, seventeen bivalents in the first meiotic metaphase of *Scilla chinensis* (2n=34). 259–261, *Scilla chinensis* (2n=35). 259, fifteen bivalents and five univalents in the first meiotic metaphase. One heteromorphic pair of long chromosome is clearly shown. 260, fourteen bivalents and seven univalents in the first meiotic metaphase. One long chromosome with median constriction remains as an univalent. 261, eighteen chromosomes at one metaphase plate of the second meiotic division and seventeen chromosomes at the other metaphase plate. ×1300.

karyotypes B_2. It is suggested that these eight univalents are not always derived from the chromosomes of the B_1 and bridge formation occurs when the chromosomes derived from the different basikaryotypes pair and form the chiasmata or crossing-overs at the inverted chromosome segments. Actually this inference was partially fulfilled by the observations in the $B_1B_2B_2B_2$ plant (2n=35).

On account of these irregularities the chromosome numbers vary from ten to fifteen in the primary division of pollen grains and one or two fragments are often observed (Fig. 257). Some metaphase plates have one long chromosome with median constriction and the others have none. Free fragments are often found, but some fragments are observed attached to the ends of chromosomes (Fig. 257 c). The SAT-chromosome with a secondary constriction derived from the B_2 is usually found in each plate and this seems to be attributed to the regular bivalent formation of the SAT-chromosome pair.

In the $B_1B_1B_2B_2$ plant (2n=34) of *Scilla chinensis*, seventeen bivalents are regularly formed in the first meiotic division and abnormal behaviour of chromosomes cannot be observed (Fig. 258).

In the $B_1B_2B_2B_2$ plant (2n=35) of *Scilla chinensis*, the following configurations as fifteen bivalents and five univalents ($15_{II}+5_{I}$) (Fig. 259) or fourteen bivalents and seven univalents ($14_{II}+7_{I}$) (Fig. 260) are found in the first meiotic metaphase instead of nine trivalents and eight univalents ($9_{III}+8_{I}$) or nine bivalents and seventeen univalents ($9_{II}+17_{I}$). If the chromosomes of the B_1 do not pair with the chromosomes of the B_2, the chromosome configurations are expected to be $9_{III}+8_{I}$ or $9_{II}+17_{I}$. Consequently there are five or six homologous chromosomes between the B_1 with 8 chromosomes and the B_2 with 9 chromosomes, and chromatid bridges and fragments are also observed in such partially homologous pairs.

One characteristic heteromorphic bivalent was observed in the case of configuration of $15_{II}+5_{I}$, while one long univalent with a median constriction was easily found in the case of configuration of $14_{II}+7_{I}$. This fact apparently indicates that in some cases the long chromosome with median constriction derived from the B_1 pairs with the short chromosome derived from the B_2, while in other cases it does not pair, but remains as univalent.

From the basikaryotype analysis in *Scilla chinensis* it may be said that six chromosomes of the B_1 are wholly or partially homologous to six of the B_2 respectively and two or three other chromosomes do not pair with each other owing to having no or partial homologous region in them, though the chromosome homology between the B_1 and the B_2 could not be critically observed on account of the lack of basikaryotype analysis in the B_1B_2 plant (2n=17).



Figs. 262–267. Basikaryotype analysis in *Scilla autumnalis* (2n=29). 262, fourteen bivalents and one univalent of long chromosome with submedian constriction in the first meiotic metaphase. 263, 264, thirteen bivalents and one trivalent in the first meiotic division. 265, lagging of the long chromosome in the second meiotic division. It seems to be derived from the longitudinal split of univalent chromosome in the first meiotic division. 266, two quartets with each one micronucleus formed by this lagging chromosome and two normal quartets. 267, various configulations in the primary divisions of pollen grains. a, metaphase plate of fifteen chromosomes with two SAT-chromosomes and one long chromosome. b, metaphase plate fifteen chromosomes with one SAT-chromosome and one long chromosome. c, metaphase plate of fourteen chromosomes with only one SAT-chromosome. d, metaphase plate of fourteen chromosomes with two SAT-chromosomes. e, metaphase plate of thirteen chromosomes with two different SAT-chromosomes. ×1450.

4. *Scilla autumnalis* (2n=29) (4b+1)

Scilla autumnalis has twenty-nine somatic chromosomes and shows a tetraploid nature in having four nucleoli in the telophase and also corresponding four SAT-chromosomes. Fourteen or fifteen chromosome configurations are counted in the first meiotic division, that is one trivalent and thirteen bivalents ($1_{III}+13_{II}$) (Figs. 263, 264) or fourteen bivalents and one univalent ($14_{II}+1_{I}$) (Fig. 262) are clearly detected. One extra long chromosome with submedian constriction pairs with other bivalent forming a trivalent or does not pair and remains as free univalent, and when a univalent is formed and it divides longitudinally in the first meiotic division, the extra chromosome laggs and is thrown out in the cytoplasm in the second division (Fig. 265). This fact so commonly occurs that one or two among four quartets have a micronucleus (Fig. 266).

In the primary division of pollen grains chromosome numbers vary from thirteen to fifteen, but most of the pollen grains have fourteen chromosomes. We may expect from the meiotic behaviour of extra long chromosome that this chromosome with submedian constriction appears only in the pollen grains with fifteen chromosomes. Among four SAT-chromosomes three have characteristic secondary constrictins and are easily detected, while one chromosome has a small satellite and is observed with difficulty. Consequently we may expect two SAT-chromosomes with secondary constrictions (S^s) (Fig. 269 a, d) or one SAT-chromosome with a secondary constrictions (S^s) (Fig. 269 b, c) and one with a satellite (S^t) (Fig. 269 d) in the primary division of pollen grains which is commonly derived from quartets with two nucleoli (Fig. 266). These expectations were fulfilled in three chromosome types (13, 14 and 15 chromosomes) by the presence of two SAT-chromosomes, though a satellited chromosome could not be found in some cases.

TABLE 7. Frequency of quartet with one micronucleus per each tetrad in *Scilla autumnalis* (2n = 29)

	Number of quartet with one micronucleus in each tetrad			
	0	1 quartet	2 quartets	Total
Frequency.....	42	37	23	102

Abnormal offsprings with deviated chromosome numbers may rarely be expected and stability of the karyotype with respect to the chromosome number occurs in *Scilla autumnalis* by elimination of the extra chromosome, while three SAT-chromosome types with a tetraploid chromosome number (2n=28) may readily be expected as follows, $4S^s$, $3S^s+1S^t$ and $2S^s+2S^t$.

From the basikaryotype analysis in *Scilla autumnalis* one extra long chromosome with submedian constriction seems to be derived from duplica-

tion of one chromosome which is followed by other changes such as fusion or translocation of the chromosomes.

IV. Discussion

1. Basikaryotype analysis and phylogeny

By means of the karyotype analysis resemblance of the karyotypes is assumed to have some phylogenetic significance, and the karyogenetical evidence is further expected to be got by observing the state of chromosome pairing in meiosis, that is, by basikaryotype analysis (cf. SINOTÔ and SATÔ 1940). The basikaryotype analysis may offer evidence as to phylogeny of baskaryotypes, karyotypes and moreover of the plants with various combinations of basikaryotypes. This analysis may verify not only the inference based upon the results of the karyotype analysis, but also detect other karyotype alterations such as translocation and inversion.

2. Longitudinal split of univalents

Univalents are commonly found in both heteroploid and hybrid plants. The univalents are easily distinguished, when these are outside the equatorial plate of bivalents. In such cases univalents are distributed at random in the first meiotic division and split longitudinally in the second division as shown in Aloinae. It makes contrast to the *Triticum* type where such dispersed univalents take their position at the equatorial plane and regularly split longitudinally there after separation of the bivalents in the first meiotic division. Thus the univalent chromosomes regularly split longitudinally and disjoin in the first division and are distributed at random in the second division, where other chromosomes regularly divide longitudinally.

In *Scilla* univalent chromosomes also split longitudinally and disjoin regularly in the first division after separation of the bivalents, but very rarely are distributed at random. The position of univalents appears generally to be correlated with their at random distribution in the first meiotic division, that is, univalents at the equatorial plate tend to divide longitudinally, while those outside the plate tend to be distributed at random in the first division. The mode of longitudinal split of univalent chromosomes seems to be dependent upon the kinds of genera, that is, univalents in some genera are distributed at random in the first meiotic division while those in other genera split longitudinally in the first division and are distributed at random in the second. The mode of the longitudinal split of univalents seems to be strictly determinate in some genera such as *Triticum*, while it seems merely to indicate a tendency of the genera and

both modes seems to coexist in other genera such as *Scilla,* though the critical observation may be difficult and many reports could not touch this problem.

3. Reductional and equational divisions of heteromorphic bivalents

RESENDE (1936) found evidence of the equational division (post-reduction) of heteromorphic bivalents in *Aloe mitriformis* var. *Commelinii.* He observed equational (only three cases) or reductional divisions of heteromorphic bivalents (nine cases).

In a hybrid between *Aloe variegata* and *Gasteria verrucosa* var. *latifolia* heteromorphic bivalents separate equationally (forty-two cases) or reductionally (twenty-nine cases), but these heteromorphic pairs are often found as univalents (forty-one cases, i.e., 41×2 univalents) (cf. Table 3). The disaccordance between the results of RESENDE and the present writer may be explained, if the kinetochores of the heteromorphic pair reductionally separate in the prophase without a chiasma formation in paired region and then univalents are formed.

The equational and reductional divisions of heteromorphic bivalents are conditioned by two factors, i.e., the mode of division of kinetochores (reductional or equational) and occurrence of chiasma formation or crossing-over. The calculation of probability clearly shows that the ratio of equational and reductional divisions of kinetochores is 2:1 (cf. MATSUURA 1937). This ratio was ascertained by MATSUURA (1937) in *Paris* and *Trillium,* but did not accord with the genetical results of *Drosophila* and so on. According to the partial chiasmatype theory the kinetochores of bivalents divide reductionally in the first meiotic division and many cytologists have believed this as a well-known fact. But the ratio of equational and reductional divisions of kinetochores seems to be dependent upon the kinds of genera and to indicate a variance from 2:1 to zero. The equational and reductional divisions of kinetochores occur in accord with the law of large numbers or probability in some genera such as *Trillium* and *Paris* where the ratio is 2:1, while the reductional division of kinetochores exclusively occurs in the extreme cases of other genera where the ratio may be approximately zero.

Every chiasma is the result of a crossing-over between two of the four chromatids according to the partial chiasmatype theory (cf. DARLINGTON 1930) and consequently the equational separation of heteromorphic bivalents is derived from one chiasma formation in the paired region. Neo-two-plane theory of MATSUURA has boldly thrown aside the relation between chiasma and cross-over and established a new mechanism of crossing-over. Accordingly the mode of separation of heteromorphic bivalents is conditioned not only by the division of kinetochores but also

by the occurrence of these crossing-overs (segmental interchange of chromatids).

V. Summary

(1) Five kinds of inversions and one translocation were found by means of the basikaryotype analysis in an intergeneric hybrid between *Aloe variegata* (2n=14) and *Gasteria verrucosa* var. *latifolia* (2n=14).

(2) Three inversions and three types of partial homology of chromosomes were found in a hybrid between *Aloe variegata* and *Gasteria gyûzetu* (2n=14) and its reciprocal hybrid (2n=14).

(3) A simple translocation was inferred to have occurred by means of the karyotype analysis and it was verified by the basikaryotype analysis in the present work in *Gasteria gracilis* var. *minima* (2n=14).

(4) Three types of *Scilla permixta* (2n=14, 15, 16) and two types of *S. ughii* (2n=15, 20) were found to have various inversions by the basikaryotype analysis which could not be expected by means of the karyotype analysis.

(5) Polyploid series of *Scilla chinensis* (2n=18, 26, 34, 35) have various combinations of the two basikaryotypes, B_1 with 8 chromosomes and B_2 with 9 chromosomes, the karyophylogenetic relations of which were pursued by the basikaryotype analysis.

(6) *Scilla autumnalis* (2n=29=4b+1) has one extra long chromosome with submedian constriction which forms a trivalent in some cases and remains as univalent in other cases.

Acknowledgment

The writer wishes to express his thanks to Prof. Y. Sinotô under whose direction this investigation has been carried out. Thanks are also due to Prof. T. Nakai for granting the writer very instructive suggestions and criticisms on the taxonomy of Liliales and their allies, and the free use of valuable materials being cultivated in the botanic gardens.

The expenses for carrying out of this study were partly defrayed out of a grant from the Japan Society for the Promotion of Scientific Research to which body the writer wished to express the best thanks.

Division of Genetics, Botanical Institute,
Faculty of Science, Tokyo Imp. University

Literature cited

AKEMINE, T. 1935 Chromosome studies on *Hosta* I. The chromosome numbers in various species of *Hosta*. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. V. **5**:25–32.

ANDERSON, E. and WHITAKER, T. W. 1934 Speciation in *Uvularia*. Jour. Arn. Arb. **15**: 28–42.

BOWDEN, W. B. 1940 Diploidy, polyploidy, and winter hardiness relationships in the flowering plants. Amer. Jour. Bot. **27**:357–371.

COLEMAN, L. C. 1940 The cytology of *Veltheimia viridifolia* JACQ. Amer. Jour. Bot. **27**:887–895.

DARK, S. O. S. 1932 Meiosis in diploid and triploid *Hemerocallis*. New Phytologist **31**:310–320.

DARLINGTON, C. D. 1932 Recent advances in cytology. London.

——— 1933 Meiosis in *Agapanthus* and *Kniphofia*. Cytologia **4**:229–240.

DELAUNAY, L. N. 1926 Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeits. Zellforsch. u. mikr. Anat. **4**:338–364.

ENGLER, A. und PRANTL, K. 1930 Natürliche Pflanzenfamilien. Berlin.

FERGUSON, N. 1926 The Aloinae: A cytological study, with especial reference to the form and size of the chromosomes. Roy. Soc. London Phil. Trans. B., **215**: 225–253.

FERNANDES, A. 1931 Estudos nos chromosomeas das Liliáceae e Amarillidáceaes. Bol. Soc. Broteriana **7** (II sér.):1–122.

FRANKEL, O. H. 1937 The nucleolar cycle in some species in *Fritillaria*. Cytologia **8**:37–47.

GAISER, L. O. 1926 A list of chromosome numbers in angiosperms. Genetica **8**: 401–484.

——— 1930 Chromosome numbers in angiosperms. II. Bibliog. Genet. **6**:171–466.

——— 1930 Chromosome numbers in angiosperms. III. Genetica **12**:159–256.

——— 1933 Chromosome numbers in angiosperms. IV. Bibliog. Genet. **10**:105–250.

GATES, R. R. 1935 Symbols for chromosome numbers. Nature **135**:188.

GEITLER, L. 1935 Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta **24**:361–386.

GOLASZEWSKA, Z. 1934 La formation du pollen et le garnitur des chromosomes chez l'*Aspidistra elatior*. Acta Soc. Bot. Poloniae **2**:85–102.

HAGA, T. 1940 Nucleolar chromosomes in *Paris*. Bot. & Zool. **8**:1769–1771.

HASEGAWA, N. 1932 Comparison of chromosome types in *Disporum*. Cytologia **3**: 350–368.

HEITZ, E. 1926 Der Nachweiss der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich. I. Zeits. f. Bot. **18**:625–681.

——— 1931a Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. Planta **12**:775–844.

——— 1931b Nukleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia*. Planta **15**: 495–505.

HUSKINS, C. L. and SMITH, S. G. 1935 Meiotic chromosome structure in *Trillium erectum* L. Ann. Bot. **49**:119–150.

HUTCHINSON, J. 1934 The families of flowering plants II. Monocotyledons. London.

INARIYAMA, S. 1931 Cytological studies in the genus *Lycoris* (Preliminary note.). Bot. Mag. Tokyo **45**:11–26.

——— 1932 Cytological studies in the genus *Lycoris*. I. Conjugation of chromosomes in meiosis of *Lycoris albiflora* KOIDZ. Bot. Mag. Tokyo **46**: 426–434.

INARIYAMA, S. 1937 Karyotype studies in Amaryllidaceae. I. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku Ser. B. No. **52**: 95–113.

KOERPERICH, J. 1930 Etude comparative du noyau des chromosomes et de leur relation avec le cytoplasme (*Nothoscordum, Eucomis, Beschorneria*). La Cellule **39**: 309–398.

LEVAN, A. 1940 Note on the somatic chromosomes of some *Colchicum* species. Hereditas **26**: 317–320.

——— and EMSWELLER, S. L. 1938 Structural hybridity in *Nothoscordum fragrans* and the origin of terminally attached chromosomes. Jour. Hered. **29**: 291–294.

LEVITSKIJ, G. A. 1937 On the genotypic control of structural chromosome changes. Comp. Rend. Acad. Sci. URSS **15**, No. 9.

MARSHAK, A. 1934 Chromosomes and compatibility in the Aloinae. Amer. Jour. Bot. **21**: 592–596.

MATHER, K. 1935 Meiosis in *Lilium*. Cytologia **6**: 354–380.

MATSUURA, H. 1938 Chromosome studies on *Trillium kamtchaticum* PALL. VI. On the nucleolus-chromosome relationship. Cytologia **9**: 55–77.

——— and SUTÔ, T. 1935 Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. J. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. V. **5**: 33–75.

MCCLINTOCK, B. 1934 The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*. Zeits. Zellforsch. u. mikr. Anat. **21**: 294–328.

MCKELVEY, S. D. and SAX, K. 1933 Taxonomic and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*. Jour. Arn. Arb. **14**: 78–81.

MILLER, E. W. 1930 A preliminary note on the cytology of the Melanthioideae section of the Liliaceae. Proc. Univ. Durham Philosoph. Soc. **8**: 261–271.

MIYAJI, Y. 1930 Betrachtungen über die Chromosomenzahlen von *Viola*, Violaceen und verwandten Familien. Planta **11**: 631–649.

MOFFETT, A. A. 1936 The cytology of *Lachenalia*. Cytologia **7**: 490–498.

MÜLLER, C. 1912 Kernstudien an Pflanzen. I und II. Arch. f. Zellforsch. **8**: 1–51.

NAKAI, T. 1936a Subdivision of Convallariaceae. Link. Jour. Jap. Bot. **12**: 145–150.

——— 1936b Liliaceous plants with exposed seeds. Jour. Jap. Bot. **12**: 773–783.

——— 1937 Japanese species of *Veratrum*. Jour. Jap. Bot. **13**: 631–465, 701–713.

——— 1937–'41 Academic lectures on angiosperms.

NAKAJIMA, G. 1936 Chromosome numbers in some crops and wild angiosperms. Jap. Jour. Genet. **12**: 211–218.

NAVASHIN, M. 1932 The dislocation hypothesis of evolution of chromosome numbers. Zeits. ind. Abst.- u. Vererb. **63**: 243–252.

NOGUCHI, T. 1936 On the cytological studies in *Reineckia carnea*, KUNTH. Bot. Mag. Tokyo **50**: 225–232.

OIKAWA, K. 1940 The embryosac of *Erythronium japonicum*. Bot. Mag. Tokyo **54**: 366–370.

RAGHAVAN, T. S. and VENKATASUBBAN, K. R. 1939 Studies in the Indian Scilleae. II. The cytology of *Scilla indica* BAKER. Cytologia **10**: 189–204.

——— and ——— 1940a Studies in the Indian Scilleae. III. The cytology of diploid *Urginea indica* Kunth. Cytologia **11**: 55–70.

——— and ——— 1940b Studies in the Indian Scilleae. IV. The cytology of triploid *Urginea indica* KUNTH. Cytologia **11**: 71–92.

RESENDE, F. 1937a Über die Ubiquität der SAT-chromosomen bei den Blütenpflanzen. Planta **26**: 757–807.

RESENDE, F. 1937b Kariologische Studien bei Aloinae II. Das Auftreten von spontanen Mutationen und die Entstehung der SAT-typen. Bol. Soc. Broteriana **12** (II sér): 119–137.

SATÔ, D. 1935a Analysis of karyotypes in *Yucca, Agave* and related genera with special reference to the phylogenetic significance. Jap. Jour. Genet. **11**: 272–278.

——— 1935b Chromosome studies in *Scilla*, I. Analysis of karyotypes in *Scilla* with special reference to the origin of aneuploids. Bot. Mag. Tokyo **49**: 298–305.

——— 1936a Chromosome studies in *Scilla* II. Analysis of karyotypes of *Scilla permixta* and allied species with special reference to the dislocation of the chromosomes. Bot. Mag. Tokyo **50**: 447–456.

——— 1936b Chromosome studies in *Scilla*, III. SAT-chromosomes and the karyotype analysis in *Scilla* and other genera. Cytologia **7**: 521–529.

——— 1937a Karyotype alteration and phylogeny, I. Analysis of karyotypes in Aloinae with special reference to the SAT-chromosome. Cytologia, FUJII Jub. Vol. 80–95.

——— 1937b Karyotype alteration and phylogeny, II. Analysis of karyotypes in *Leucojum*. Bot. Mag. Tokyo **51**: 59–63.

——— 1937c Karyotype alteration and phylogeny, III. Polymorphism of karyotypes in *Galanthus* with special reference to the SAT-chromosome. Bot. Mag. Tokyo **51**: 243–250.

——— 1938 Karyotype alteration and phylogeny, IV. Karyotypes in Amaryllidaceae with special reference to the SAT-chromosome. Cytologia **9**: 203–242.

——— 1939 Cyto-genetical studies on *Tricyrtis*. II. Karyotype analysis in *Tricyrtis* and *Brachycyrtis* with special reference to SAT- and nucleolar chromosomes. Cytologia **10**: 127–137.

——— 1940 Polyploidy and nucleolus. Bot. Mag. Tokyo **54**: 66–72.

——— 1941 A diploid plant with only one nucleolus and its bearing on the balance hypothesis of nucleolar chromosome. Bot. Mag. Tokyo **55**: 159–163.

——— 1942 Karyotype alteration and phylogeny, V. New types of SAT-chromosome in *Nothoscordum* and *Nerine*. Cytologia **12**: 170–178.

SATÔ, M. 1932 Chromosome studies in *Lilium*. I. Bot. Mag. Tokyo **46**: 68–88.

SAX, H. J. and SAX, K. 1935 Chromosome structure and behaviour in mitosis and meiosis. Jour. Arn. Arb. **16**: 423–439.

SINOTÔ, Y. 1929 Chromosome studies in some dioecious plants, with special reference to the allosomes. Cytologia **1**: 109–191.

——— 1937 Karyotype analysis in the F_1 hybrids of cristate and normal forms of *Rumex acetosa*. Cytologia, Fujii Jub. Vol. 1139–1146.

——— 1938 Karyotype analysis in *Paeonia*, I. Cytologia **9**: 254–271.

——— and SATÔ, D. 1940 Basikaryotype and its analysis. Cytologia **10**: 529–538.

——— and ——— 1942 Cyto-genetical studies on *Tricyrtis*, III. Polybasic forms in *Tricyrtis formosana*. Cytologia **12**: 289–301.

SUTÔ, T. 1936 List of chromosome number and idiogram types in Liliaceae and Amaryllidaceae. Jap. Jour. Gent. **12**: 107–112, 157–162, 221–231.

TAHARA, M. 1933 Chromosome morphology in *Smilacina japonica*. Rep. Tohoku Imp. Univ, IV., **8**: 33–37.

TISCHLER, G. 1938 Pflanzliche Chromosomenzahlen IV. Tab. Biol. **16**: 162–218.

UPCOTT, M. 1936 The origin and behaviour of chiasmata. XII. *Eremurus spectabilis*. Cytologia **7**: 118–130.

UPCOTT, M. and LACOUR, L. 1936 The genetic structure of *Tulipa*. I. A chromosome survey. Jour. Genet. **33**: 237–254.

WHITAKER, J. W. 1934 Chromosome constitution in certain monocotyledons. Jour. Anr. Arb. **15**: 135–143.

WOODS, M. W. and BAMFORD, R. 1937 Chromosome morphology and number in *Tulipa*. Amer. Jour. Bot. **24**: 175–184.

WUNDERLICH, R. 1936 Vergleichende Untersuchungen von Pollenkörnern einiger Liliaceen und Amaryllidaceen. Astr. Bot. Zeits. **85**: 30–55.

——— 1937 Zur vergleichenden Embryology der Liliaceae-Scilloideae. Flora, N. F. **32**: 48–90.

YASUI, K. 1935 Cytological studies in diploid and triploid *Hosta*. Cytologia **6** 484–491.

Chiasma studies in *Allium*

By Takesige MAEDA

(Botanical Institute, Kyoto Imperial University)

With 13 text-figure-groups

(Received January 8, 1942)

Contents

Introduction

LEVAN (1931, 1933, 1936) has found that in *Allium fistulosum* the chiasma formation is of the localized type, two chiasmata being found in the neighbourhood of the attachment point in almost all cases, while in *Allium Cepa* it is of the random distribution type (cf. EMSWELLER and JONES, 1934). EMSWELLER and JONES (1934) examined the F_1 plants of *Allium Cepa*×*A. fistulosum* and the back-cross plants to *fistulosum*, and have obtained the results which were briefly reported with the statement:—"The F_1 hybrid exhibited the random arrangement. Ten of the seventeen back-cross plants have localized chiasmata and seven are random." In a later paper (EMSWELLER and JONES, 1935) reporting these results in full detail together with those obtained of the fertility of the back-cross plants, the authors suggested the possibility of the chiasma localisation and distribution in *Allium fistulosum* and *A. Cepa* being under the gene control. LEVAN (1935, 1936), who is an advocate of DARLINGTON's (1932) genotype control hypothesis of chromosome behaviour, soon accepted this conclusion of EMSWELLER and JONES, and took these results and some of his own as furnishing a conclusive evidence for the monohybrid segregation of the factor determining the chiasma localisation, assuming that here the localized type behaves as a recessive character (cf. SAX, 1936).

Independently of those works mentioned above, the present author happened to find the difference reported by LEVAN in the mode of chiasma distribution between *Allium fistulosum* and *Allium Cepa*, and attempted to try to cross two plants with the object of examining how the mode of chiasma distribution would be in the offspring. In 1931, *Allium fistulosum* and *Allium Cepa* were crossed with success and 9 F_1 plants could be raised, but they showed a very high percentage of self-sterility and much difficulties were encountered in obtaining the offspring by selfing. In the back-crossing, on the other hand, of the F_1 plants and their selfed progenies to either one of the parents, *fistulosum* and *Cepa*, the progenies could be obtained much more easily and a tolerably sufficient number of offspring available for the cytological examination were obtained.

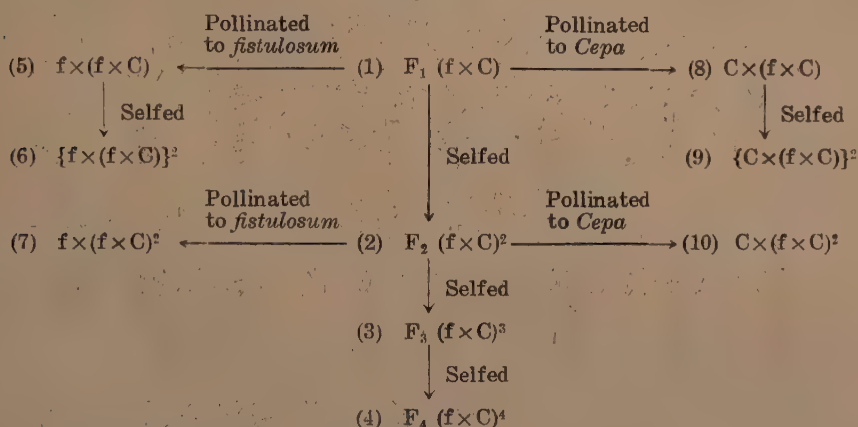
A part of the results concerning the chiasma distribution types was reported preliminarily in the previous paper (MAEDA, 1937). The results were not in agreement with the view of LEVAN (l.c.) that the chiasma localisation is a character behaving after the scheme of monohybrid segregation in hybrid. All the results of observation obtained since then are in accord with these results. They are reported in the present paper.

It is the pleasant duty of the present author to express here his cordial thanks to Prof. Y. KUWADA for his kind guidance and encouragement throughout the course of the investigation.

Material and methods

The hybrid plants were obtained with the ordinary method of crossing after the scheme mentioned in Diagram I. In the crossing, a garden variety of *Allium fistulosum*, "Hidanegi" and a garden variety of *Allium Cepa*, "Yellow Danvers" were used, except for the case of the back-crossing of the F_1 to *fistulosum* in which its another variety, "Kujônegi" was used.

Diagram I



f, *Allium fistulosum*; C, *Allium Cepa*.
Numbers in parentheses show the order of description in the text.

The F_1 plants of the cross, *Allium fistulosum*×*A. Cepa*, showed a very high percentage of self-sterility in contrast with their high vigorousness. They, however, proved to be perennial and were able to propagate vegetatively as reported by EMSWELLER and JONES (1935b). Some seeds were obtained from several hundred inflorescences of the plants thus produced vegetatively from the original F_1 plants, and some number of F_2 plants could be secured. The majority of the F_2 plants were also self-sterile, and in only a few cases it was successful to obtain the F_3 plants. To obtain the F_4 plants the same difficulty was met with.

Flower buds in suitable stages for investigation, were pre-treated for a few minutes with CARNOY's mixture, and then fixed in NAWASCHIN's mixture. The fixed material was transferred directly into 50% alcohol, the further procedures being made after the ordinary method.

Observation

I. *Allium fistulosum* and *Allium Cepa*

To obtain correct results of observation in the hybrid plants, it is most important to secure a clear knowledge of the morphology and meiotic

behaviour of chromosomes, especially of the modes of chiasma distribution, random or localized, in their parent plants, *fistulosum* and *Cepa*. The main results which we obtained with these plants will be given in this section.

1) Chromosome morphology

In the root-tip cells of *A. fistulosum*, 8 pairs of chromosomes are found. In one of the pairs each member has a subterminal attachment constriction and a satellite attached to the distal end of the short arm. In all other 7 pairs the attachment constriction is found to be submedian.

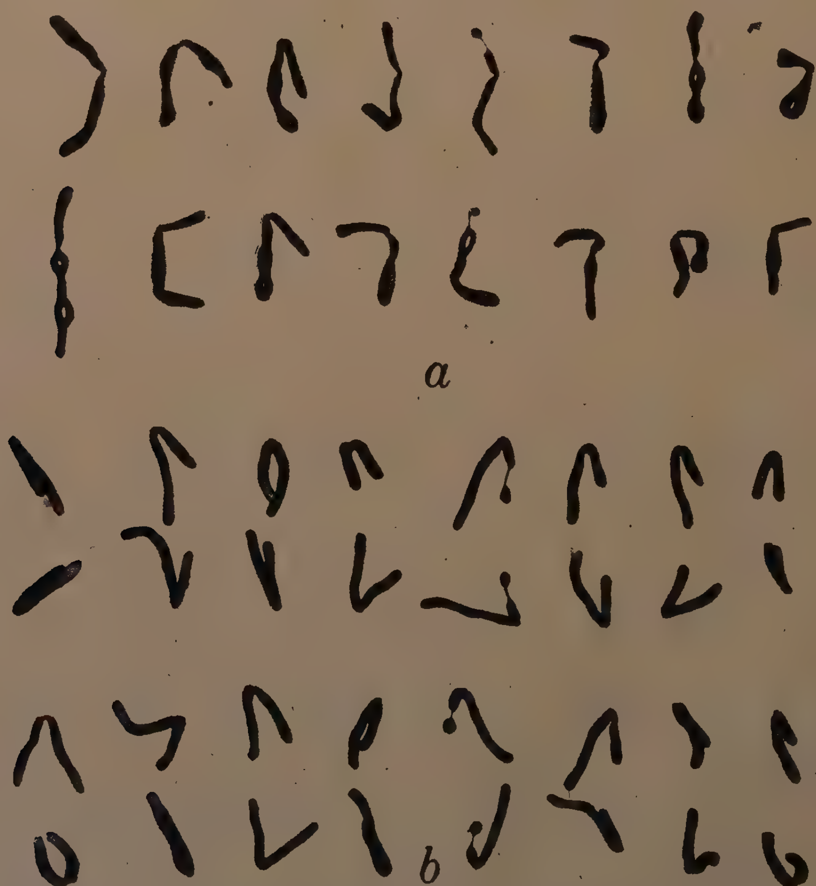


Fig. 1 *a*, *b*. **Chromosome complements of *Allium fistulosum* in root-tip cells.** *a*, **metaphase.** *b*, **anaphase.** **×1200.**

Serial differences in length are found among these 7 pairs with submedian constriction (Fig. 1). In these morphological respects the root-tip chromosomes of *A. Cepa* are similar to those of *fistulosum*. In Fig. 2 *a* and *b*,

the chromosome complements from aceto-carmine preparations in the pollen grain division in *fistulosum* and *Cepa* are reproduced.

EMSWELLER and JONES (1935c) examined the relative lengths of the two arms of each chromosome in the pollen grain division in *fistulosum* and *Cepa*, and obtained the result that in both species there is only a slight difference between the corresponding chromosomes. LEVAN (1933), who examined closely the relative lengths of chromosomes in the

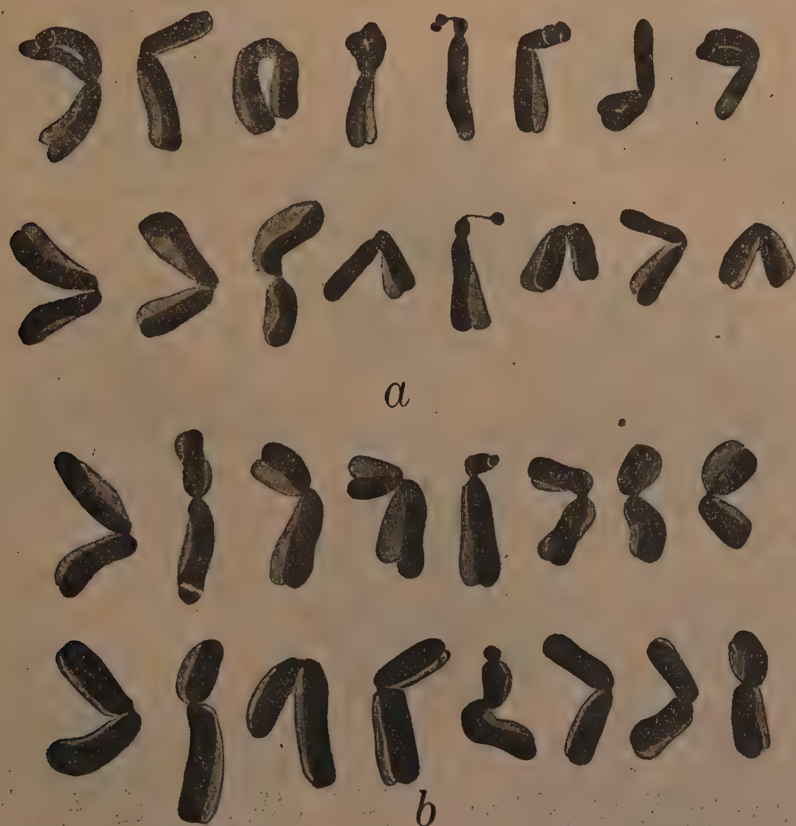


Fig. 2 *a*, *b*. Chromosome complements in metaphase in pollen grains of *Allium fistulosum* and *Allium Cepa*. *a*, *fistulosum*. *b*. *Cepa*. ×1200.

pollen grain division in *fistulosum*, called the satellited chromosome S_1 and the other seven chromosomes by numbering from No. 1 to No. 7, according to the length from longest to shortest.

In meiosis, it is difficult to distinguish clearly the 8 bivalent chromosomes from each other in both *fistulosum* and *Cepa* and also in their hybrid plants, but they can be grouped into 3 classes, the large, the medium and the small chromosomes, which may correspond with LEVAN's Nos. 1–3, Nos. 4 and 5, and Nos. 6 and 7 and S_1 respectively.

2) BEHAVIOUR OF CHROMOSOMES IN MEIOSIS

In *fistulosum*, a tight knot of chromatic threads, sometimes enclosing the nucleolus in it, is found at the height of the synaptic contraction situating on one side of the nuclear cavity (Fig. 3*a*). Soon the knot begins



Fig. 3 *a–h*. Meiosis in pollen mother cells of *Allium fistulosum*. *a*, synapsis. *b*, late synapsis. *c*, pachytene. *d*, diplotene. *e*, early diakinesis. *f*, mid-diakinesis. *g*, late diakinesis. *h*, metaphase in polar view. ×1200,

to loosen and the post-synaptic spireme threads come out of this knot (Fig. 3*b*). Each of these spireme threads is found composed of two constituent threads tightly twisted around each other.

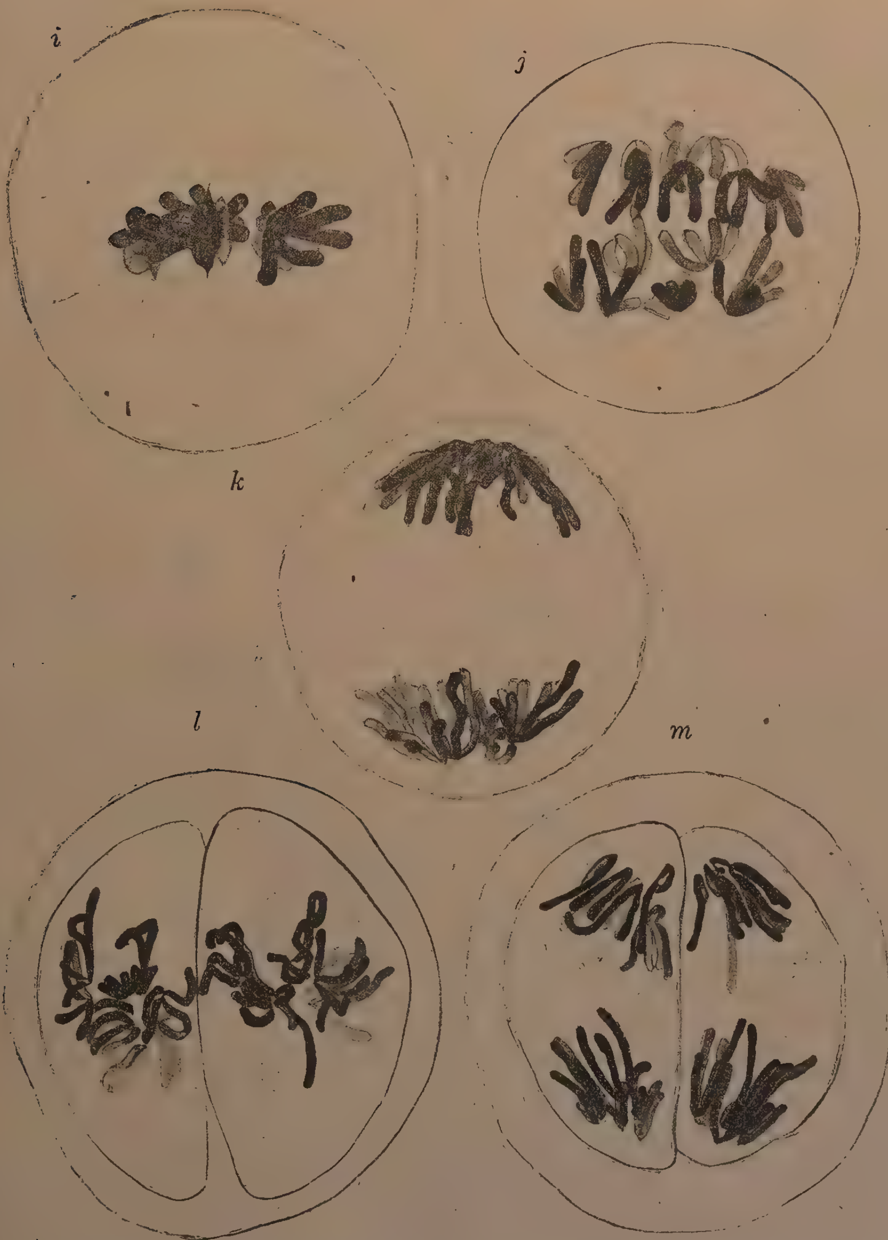


Fig. 3 *i–m*. Ditto. *i*, metaphase in side view. *j*, anaphase. *k*, late anaphase. *l*, 2nd metaphase. *m*, 2nd anaphase. ×1200.

The whole nuclear cavity becomes then occupied by these double threads stretching across the cavity. The double threads are now found tightly twisted along their whole length, the pachytene stage (Fig. 3*c*).

When the nucleus enters the next stage, the early diplotene, the double threads begin to untwist (Fig. 3*d*). Shortening and thickening occur in every part of the threads to form the double chromosomes or gemini, and it becomes possible to distinguish 8 gemini from one other. At this stage, they present a strepsinema aspect. In Fig. 3*d* a nucleus in the mid-diplotene stage is shown, and in Fig. 3*e* one in the early stage of diakinesis. Fig. 3*f* and *g* represent the nuclei at mid-diakinesis and late diakinesis respectively. From the comparison of these figures it would be clear that shortening and thickening, and also the untwisting of the threads take place in every part of the double chromosomes or gemini during diakinesis.

In the mid- or late diplotene, it becomes possible to determine the number and the localisation of the chiasmata in each bivalent. The description will be made in detail in the next sub-section 3.

At metaphase 8 bivalent chromosomes are observed being arranged very regularly on the equatorial plate (Fig. 3 *h* and *i*). The anaphasic chromosome separation to poles, 8 by 8, occurs regularly (Fig. 3 *j*). In this stage the chromosomes assume the shape of double V except one which is of the double J (Fig. 3*k*).

The chromosomes at the second metaphase are longer and slender than in the first metaphase and present a close resembrance in appearance to the somatic chromosomes in the root-tip cells. They are, generally speaking, of the shape of an X or two V's of different sizes with their apices attached to each other, and are arranged on the equatorial plane regularly (Fig. 3*l*). At anaphase the daughter chromosomes are separated to poles 8 by 8 (Fig. 3*m*). In this stage, it is clearly observed that the chromosomes are of the shape of single V with unequal arms.

BERGHS (1904) examined the early meiotic stages in *Allium fistulosum*, and LEVAN (1933) the stages from prophase to anaphase in the same species. The results given above agree in the main points with those obtained by these authors.

The description given above for *A. fistulosum* can be applied to the case of *A. Cepa* also.

3) CHIASMA LOCALISATION IN *Allium fistulosum*

The number of chiasmata and their distribution, localized or random, were examined in late diplotene and early diakinesis in the garden variety, "Hidanegi". The results obtained (cf. Fig. 4) are summarized in the following:—

Late diplotene	No. of gemini
Geminus with 1 chiasma, localized (near the attachment constriction)	7
" " " " , subterminal	3

Late diplotene	No. of gemini
Geminus with 2 chiasmata, localisation obscure	9
" " " " , both localized	23
" " 3 " , 2 localized and 1 terminal	18
" " " " , 2 localized and 1 subterminal	14
" " 4 " , 2 localized and 2 terminal	8
" " " " , 2 localized, 1 subterminal and 1 terminal	9
" " 5 " , 2 localized, 1 subterminal and 2 terminal	8
" " 6 " , 2 localized, 2 subterminal and 2 terminal	1
Total	100

Early diakinesis	No. of gemini
Geminus with 1 chiasma, terminal	1
" " " " , localized	16
" " 2 chiasmata, localisation obscure	5
" " " " , both localized	73
" " 3 " , 2 localized and 1 subterminal	2
" " " " , 2 localized and 1 terminal	3
Total	100

It was, in fact, a difficult task to distinguish at diplotene the chiasma from the point of mere attachment of the component univalents. In the present investigation special care was taken in distinguishing them from each other. From the results given above, it is seen that in "Hidanegi" the chiasma formation is "localized" in the vicinity of the attachment point in more than 80% of the total chiasmata. This result differs definitely from the result obtained by LEVAN (1933). According to him, at mid-diplotene the chiasmata are distributed on the chromosomes without any definite localisation, though they become localized later at metaphase. Recently, however, he (LEVAN, 1940) has shown that in an autotetraploid species, *Allium Porrum*, the chiasmata are localized already at diplotene in the vicinity of the attachment point.

At metaphase, nearly all the gemini are found to have two chiasmata, both near and each on the opposite side from the other of, the attachment point. As a result of this localisation of the chiasmata the gemini show the characteristic cruciform configuration as shown in Fig. 3*h* and *i*, and Fig. 5*a*. Some interstitial chiasmata are also found at metaphase (Fig. 5*b*). The numerical results obtained with "Hidanegi" have been given in Table 1 of the previous paper (MAEDA, 1937). Later observation was able to confirm this result of *fistulosum* chromosomes as carrying the chiasmata with definite localisation in 1500 metaphasic gemini of "Kujônegi", another garden variety of *A. fistulosum*. In this case, 1265 (84.3%)

gemini were observed which carried two localized chiasmata and presented the characteristic cruciform configuration, and 44 (2.9%) gemini which had three chiasmata of which two were localized and one was terminal

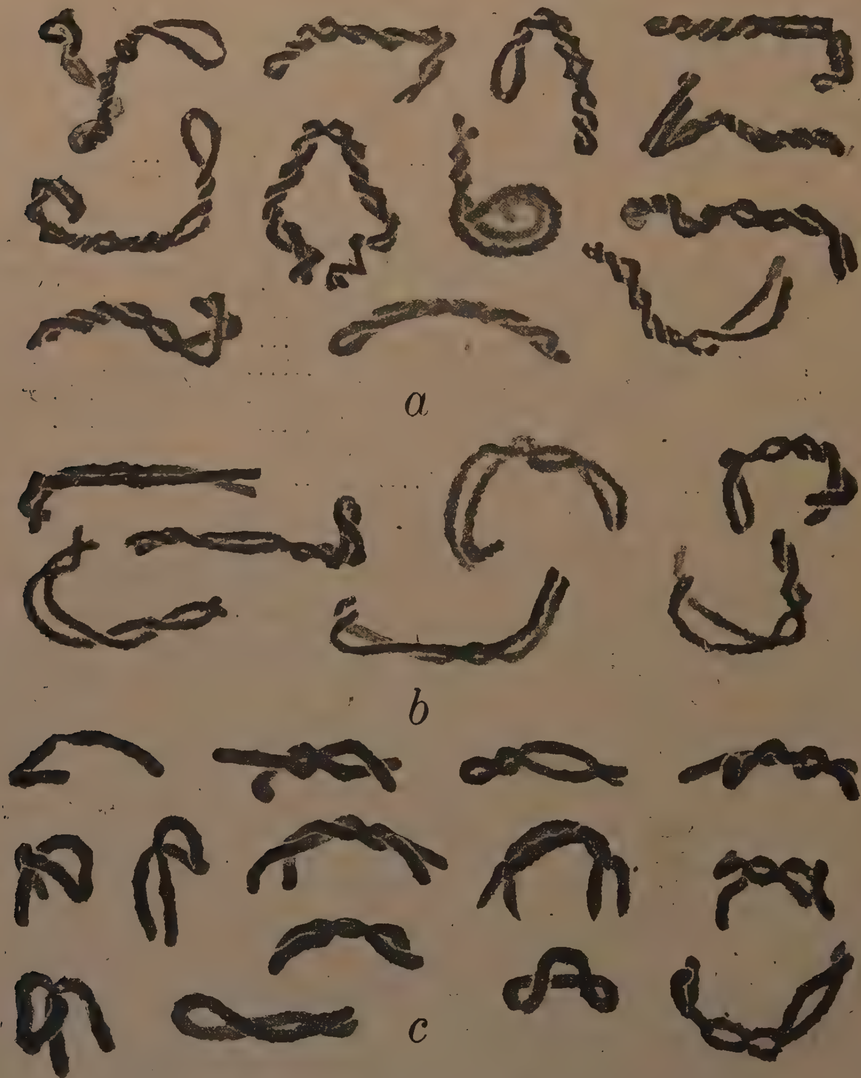


Fig. 4 *a–c*. Prophasic gemini of *Allium fistulosnm* with localized chiasmata. *a*, late diplotene. *b*, early diakinesis. *c*, late diakinesis. ×1200.

or subterminal. The numerical results obtained are given in Table 1 (comp. Fig. 5).



Fig. 5 *a*, *b*. Metaphasic gemini of *Allium fistulosum*. *a*, eight gemini of cruciform configuration in metaphase each with two localized chiasmata. *b*, showing several different configurations observed. The non-cruciform configurations are due to the presence of a non-localized chiasma or chiasmata in the absence or presence of localized chiasmata. ×1200.

TABLE 1. Chiasma localisation in 1500 gemini in "Kujônegi," a garden variety of *Allium fistulosum*.

No. of chiasmata	1		2			3				
No. of gemini	163		1286			51				
Position of chiasmata	Terminal	Interstitial	Both localized	Both interstitial	1 terminal 1 interstitial	2 localized 1 terminal	2 localized 1 interstitial	2 interstitial 1 terminal	1 interstitial 2 terminal	3 interstitial
No. of gemini	5	158	1265	7	14	40	4	3	1	3

4) Chiasma distribution in *Allium Cepa*

In this case of *Cepa*, in a clear contrast to the case of *fistulosum*, no trace of localized disposition is observed. At diplotene, or the earliest stage at which accurate observation of chiasmata is possible, the chiasmata are found distributed evenly along the whole length of the bivalent chromosomes. At early diakinesis, 1 to 5 chiasmata are found in a geminus,

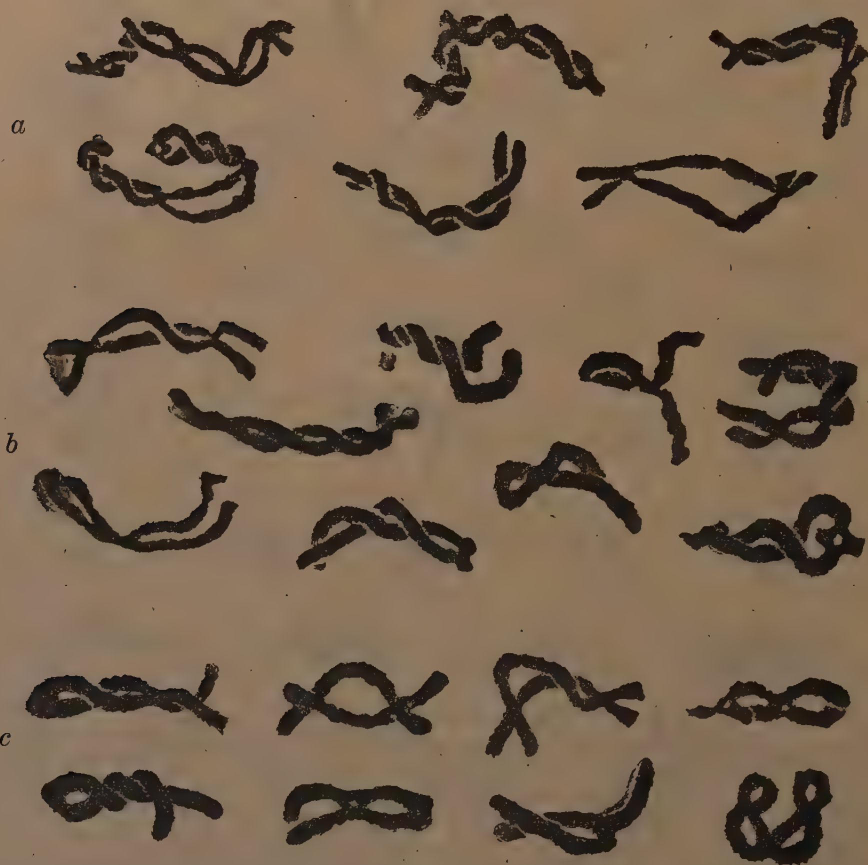


Fig. 6 *a–c*. Prophasic gemini of *Allium Cepa*. *a*, early diakinesis. *b*, mid-diakinesis. *c*, late diakinesis. ×1200.

the gemini with 3 chiasmata being of most frequent occurrence. As the stage proceeds, the number of the chiasmata diminishes and the surviving chiasmata are found displaced to take up subterminal or terminal position. At metaphase the majority of chromosomes present the configuration of a rod, or a ring having two terminal or subterminal chiasmata (Figs. 6 and 7).

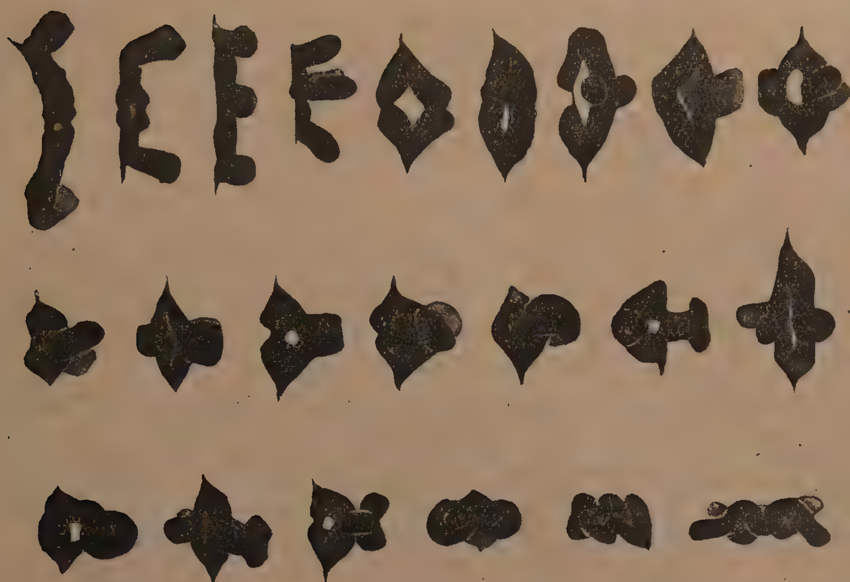


Fig. 7. Showing several different configurations presented by metaphasic gemini of *Allium Cepa*. ×1200.

The numerical results obtained in 100 gemini each in different stages of diakinesis are given in Table 2, together with the results of metaphase already reported in Table 2 of the previous paper (cf. LEVAN, 1935, 1936).

TABLE 2. Chiasma frequency and distribution in diakinesis and metaphase in *Allium Cepa*.

Stage	No. of chiasmata						No. of bivalents examined	Mean	Tot. Xta	Tot. term. Xta	Term. coeff.
	1	2	3	4	5	6					
Early diakinesis ...	20	29	38	10	3	—	100	2.47	247	24	0.097
Mid-diakinesis	21	52	26	1	—	—	100	2.07	207	17	0.082
Late diakinesis	39	51	10	—	—	—	100	1.71	171	18	0.105
Metaphase	306	611	68	10	4	1	1000	1.79	1798	540	0.300

5) SUMMARY OF THE RESULTS

In the root-tip cells as well as in the pollen grains in *A. fistulosum* and *A. Cepa*, there are 8 pairs of chromosomes with different morphological characteristics which are similar in both species in corresponding pairs. No difference is also found between these species in the meiotic behaviour of chromosomes, except the question of the type of chiasma distribution.

In *A. fistulosum* the chiasmata are localized in more than 80% of gemini observed in mid-diplotene and early diakinesis and in about 80%

of gemini at metaphase. In metaphase the gemini with the localized chiasmata present the cruciform configuration, two chiasmata being found localized near and on both sides of the attachment constriction. The chiasma formation in *A. fistulosum* is therefore of the localized type.

In *A. Cepa*, on the other hand, it is of the random type.

II. Hybrids between *Allium fistulosum* and *Allium Cepa*

A) Chiasma frequencies and distribution types, and chromosomal irregularities

The distribution mode or type and the average number or frequency of chiasmata, and the chromosomal irregularities occurring in the hybrid plants were examined statistically, mainly at metaphase. The localized chiasmata show practically no variation in number and no change in position. In all the tables given below, the results obtained with the heteromorphic pairs and the chains of two chromosomes and one fragment are not included.

1) F_1, *A. fistulosum* × *A. Cepa*

A preliminary examination of 9 F_1 plants of the cross, *A. fistulosum* ×*A. Cepa* showed that there is no general cytological difference between any of these plants. Below, the results obtained from one of them which was closely examined will be given.

Univalents and fragments are frequently found in various stages of meiosis. The results obtained from the examination of 56 complete metaphase plates escaped from being cut through by the microtome knife into fragments are as follows:—

Chromosome constitution in IM	Number of cases observed
8_{II}+fg or ff	5
8_{II}	32
$7_{II}+2_I$	10
$7_{II}+1_I$+ff	2
7_{II}+ff	3
$6_{II}+2_I$+ff	2
$6_{II}+4_I$	2
Total	56

fg=chromosome fragment.

ff=chromosome fragments.

Heteromorphic bivalents which are composed of chromosomes of unequal lengths are often observed, but no trivalents nor hexavalents. The cruciform configuration, which is characteristic to *fistulosum* gemini, is also found in no gemini at all. In this hybrid, the gemini of the rod shape with one terminal or subterminal chiasma between the longer arms

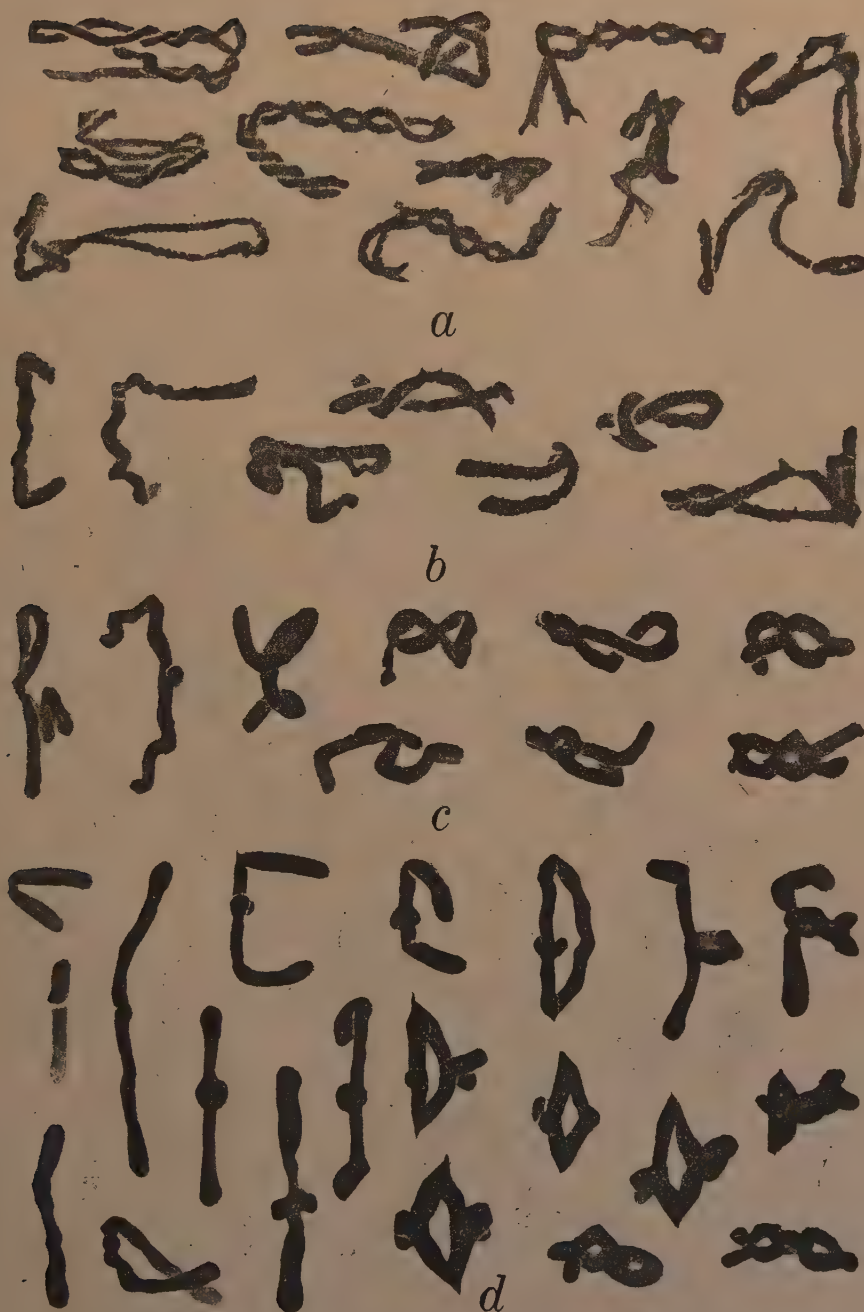


Fig. 8 *a–d*. Prophasic and metaphasic gemini of the F_1, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*. *a*, early diakinesis. *b*, mid-diakinesis. *c*, late diakinesis. *d*, metaphase. ×1200.

of the component chromosomes are most frequently met with at metaphase (Figs. 8 and 9; cf. EMSWELLER and JONES, 1935c, LEVAN, 1936, 1941).

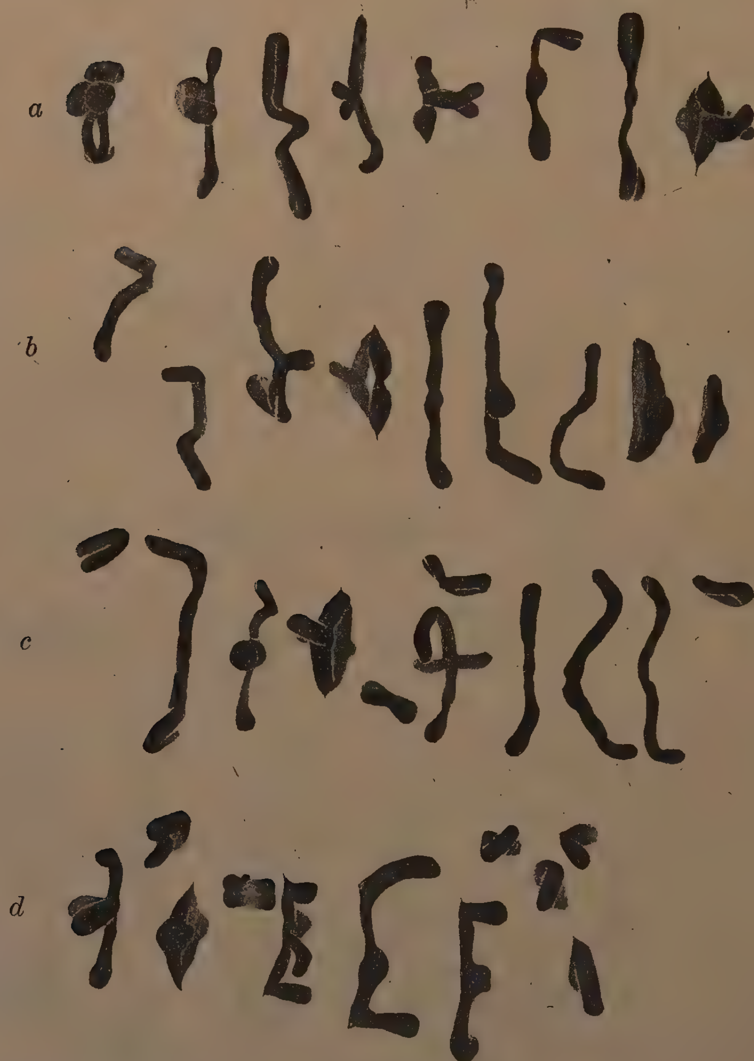


Fig. 9 *a–d*. Complete sets of metaphasic gemini in side view from the F_1, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*. *a*, 8_{II}. *b*, $7_{II}+2_{I}$. *c*, 7_{II}+4fg. *d*, $5_{II}+6_{I}$. ×1200.

The chiasma frequencies and terminalisation coefficients were examined in 100 gemini in late diplotene and 1000 gemini at metaphase. The numerical results obtained are given in Table 3.

TABLE 3. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in 100 gemini of late diplotene and 1000 gemini at metaphase in the pollen mother cells of an F_1 plant of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*.

No. of chiasmata		1	2	3	4	5	6	Total no. of gemini	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.
No. of gemini	Late diplotene	8	18	53	15	5	1	100	294	68	0.231
	Metaphase	582	330	67	15	6	—	1000	1533	663	0.432

2) F_2, (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)²

In the previous paper, the mode of chiasma distribution and the chromosomal irregularities observed in 13 F_2 plants of the cross, *Allium fistulosum*×*A. Cepa*, were reported (cf. MAEDA, 1937, Tables 4 and 5). Twelve more F_2 plants of the same cross were examined since then.

In 3 of these 12 plants, one heteromorphic geminus composed of chromosomes of unequal lengths was found, and in 2 of them a chain of 2 chromosomes and one fragment was observed.

The gemini of the cruciform configuration, such as those in *fistulosum* were observed in 9 of these 12 plants. While in *fistulosum* the gemini were all of this configuration, in this case only one of the gemini in 2 plants, only 2 of them in 5 plants, only 3 of them in one plant and only 4 of them in 1 plant were the gemini of the cruciform configuration at metaphase.

TABLE 4. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells in 12 F_2 plants of *Allium fistulosum* × *A. Cepa*.

(f×C)² Plant No.	Random distribution: Number of chiasmata 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta	Chromosome irregularities
2–6	—	22	11	3	3	—	—	—	1	1.83	73	4	0.055	4 (1l, 1m, 2s)	——
2–7	1	17	15	5	1	—	1	—	—	1.80	72	14	0.194	2 (2m, 2s)	I ⧺
2–8	—	21	18	6	3	1	1	—	—	1.96	98	11	0.112	2 (1m, 1s)	H
2–9	6	33	13	2	1	—	—	—	—	1.23	74	28	0.378	2 (1m, 1s)	I ##
3–2	—	16	25	16	8	3	2	—	—	2.47	173	9	0.052	——	H
3–4	1	3	29	10	4	3	—	—	—	2.03	122	8	0.066	1 (1s)	I ⧺ H (II+fg)
3–5	5	16	26	8	5	—	—	—	—	1.87	112	9	0.080	——	I&fg#H(II+fg)
3–6	1	25	19	8	3	1	2	1	—	2.05	123	10	0.081	2 (1m, 1s)	I +
4–2	4	34	19	2	0	1	—	—	—	1.38	83	16	0.192	2 (2s)	I ⧻
9–5	1	22	17	9	—	1	—	—	—	1.76	88	14	0.159	3 (1m, 2s)	I +
9–6	1	35	38	3	3	—	—	—	—	1.65	132	13	0.098	——	I +
9–7	2	31	20	6	7	2	2	—	—	1.99	139	14	0.101	1 (1s)	I ⧺

Abbreviations and symbols: l, large; m, medium; s, small; I, univalents; fg, fragments; H, heteromorphic pair; (II+fg), a chain of 2 chromosomes and one fragment; + very rarely; ⧺ rarely; ⧻ rather rarely; # frequently; ## very frequently.

Closer observations showed that in a definite plant these cruciform gemini were those of definite sizes in metaphase, showing that the gemini that presented this characteristic configuration are definite ones. The results are, therefore, quite the same as those from the 13 F_2 plants reported in the previous paper with the remark that in *Allium fistulosum* the chiasma localisation is not to be controlled by single gene or a group of genes (see MAEDA, 1937, p. 150).

The numerical results of the distribution of the random chiasmata and chromosomal irregularities observed in these F_2 plants are given in Table 4. The results show that the chiasma frequency and terminalisation coefficient are markedly different in different individuals in agreement with the fact that the chiasma distribution is of the localized type in some of the gemini.

In an F_2 plant, (4–1), in which all the 8 gemini carried the random chiasmata and in which the mean number of chiasmata was 2.56 and Term. Coeff. 0.065 (MAEDA, 1937, Table 5), it was observed that two large gemini, No. 1 and No. 3, showed a large number of chiasmata while in other 6 gemini the chiasmata were one or two in number. The numerical results obtained with these two gemini, No. 1 and No. 3, are shown in Table 5.

TABLE 5. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients observed in each 26 of the gemini, No. 1 and No. 3, in Plant (4–1).

Geminus	No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total Xta	Total term. Xta	Mean	Term. coeff.
No. 1	—	—	1	4	5	7	6	2	1	153	2	5.88	0.013
No. 3	1	7	6	7	4	1	—	—	—	87	2	3.34	0.023

3) F_3, (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)[3]

Almost all the F_2 plants obtained of the cross, *A. fistulosum* × *A. Cepa*, showed a high degree of self-sterility, but some number of F_3 plants was secured from two F_2 plants, (2–8) and (3–3), by selfing.

a) F_3 plants from the F_2 (2–8) by selfing

In the F_2 plant (2–8), 2 (1 medium and 1 small) of the 8 bivalents were observed to present the cruciform configuration in each metaphase. One heteromorphic pair was found in each case. The numerical results of distribution of the random chiasmata in 10 pollen mother cells were: the mean number of chiasmata, 1.96; the terminalisation coefficient, 0.112 (cf. Table 4).

In 20 F_3 plants obtained from this plant (2–8) by selfing, observation was made. In 2 plants, one heteromorphic pair, and in other two, the

chain of two chromosomes and one fragment were observed in each metaphase. Univaleints were found in still other 2 plants.

Gemini of the cruciform configuration with two localized chiasmata were observed in all the 20 plants. The number of these cruciform gemini in each metaphase was found to be 2 in 9 plants, 3 in 8 plants, 4 in 1 plant, 6 in 1 plant and 7 in 1 plant. It was observed that the gemini showing this cruciform configuration at metaphase were definite ones in each plant.

The numerical results of distribution of the random chiasmata and the chromosomal irregularities observed in these 20 plants are given in Table 6. From these results it is also seen that there are marked differences among different plants in the result of chiasma distribution.

TABLE 6. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells in 20 F_3 plants of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*, obtained from the F_2 plant (2–8) by selfing.

	Random distribution													Localized	
F_3 Plant No.	No. of Chiasmata 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	No. of gemini with loc. Xta	Chromosome irregularities
2-8-1	—	10	10	6	11	7	5	1	—	3.28	164	5	0.030	3 (1l, 1m, 1s)	—
2-8-2	—	12	7	15	15	4	4	2	1	3.28	197	2	0.010	2 (1m, 1s)	—
2-8-3	—	17	13	10	6	3	1	—	—	2.36	118	4	0.034	3 (1l, 1m, 1s)	—
2-8-4	—	11	7	12	13	4	2	—	1	2.55	153	2	0.013	2 (1m, 1s)	(II+fg)
2-8-5	—	23	5	7	8	2	2	2	1	2.60	130	3	0.023	3 (1m, 2s)	—
2-8-6	—	13	12	16	10	4	3	—	2	2.98	179	7	0.039	2 (1m, 1s)	—
2-8-7	—	18	5	13	10	6	3	3	2	3.20	192	9	0.047	2 (1m, 1s)	—
2-8-8	—	25	15	9	6	2	2	1	—	2.25	135	29	0.215	2 (1m, 1s)	—
2-8-9	—	5	2	3	—	—	—	—	—	1.80	18	0	0.000	7 (2l, 2m, 3s)	—
2-8-10	—	6	20	12	10	1	1	—	—	2.66	133	6	0.045	2 (1m, 1s)	(II+fg)
2-8-11	—	20	8	4	4	3	1	—	—	2.13	85	17	0.200	4 (1l, 1m, 1s)	—
2-8-12	1	12	17	14	4	2	—	—	—	2.28	114	3	0.026	3 (1m, 2s)	I+
2-8-13	—	11	3	4	1	—	1	—	—	1.95	39	1	0.026	6 (3l, 1m, 2s)	—
2-8-14	—	33	8	8	8	2	—	1	—	2.03	122	15	0.123	2 (1m, 1s)	—
2-8-15	3	30	17	4	5	1	—	—	—	1.68	101	25	0.248	2 (1m, 1s)	I++
2-8-16	—	8	7	10	7	5	3	—	—	3.08	123	8	0.065	3 (1m, 2s)	H
2-8-17	—	14	20	13	5	4	3	1	—	2.63	158	3	0.019	2 (1m, 1s)	—
2-8-18	—	18	10	10	6	3	2	—	1	2.54	127	5	0.039	3 (1m, 2s)	—
2-8-19	—	21	8	8	1	1	1	—	—	1.90	76	2	0.026	3 (1m, 2s)	H
2-8-20	—	20	10	9	7	2	1	1	—	2.36	118	4	0.034	3 (1m, 2s)	—

Abbreviations and symbols as in Table 4.

b) F_3 plants obtained from the F_2 plant (3–3) by selfing

The cytological examination of the F_2 plant (3–3) was not made, and nothing is known about the mode of the distribution and localisation of chiasmata in this plant.

Four F_3 plants were obtained from this F_2 plant (3–3) by selfing. Univalents and fragments were observed, but in one of these F_3 plants, (3–3–2), they were found only very rarely.

The number of gemini of cruciform configuration with two localized chiasmata was 1 in Plant (3–3–1), 2 in Plant (3–3–2), and 4 in both Plant (3–3–3) and Plant (3–3–4). In this case too, the gemini presenting the cruciform configuration were definite ones in each plant.

The numerical results of distribution of the random chiasmata obtained from these 4 plants are given in Table 7.

TABLE 7. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells in 4 F_3 plants of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*.

F_3 Plant No.	Random distribution: No. of Chiasmata 1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
3–3–1	12	20	22	12	2	2	2.69	188	10	0.053	1s
3–3–2	18	24	10	7	–	1	2.17	130	5	0.038	2(1m, 1s)
3–3–3	18	9	9	3	1	–	2.00	80	3	0.038	4(1l, 1m, 2s)
3–3–4	12	15	8	2	2	1	2.25	90	5	0.056	4(2m, 2s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

4) F_4, (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)[4]

Among the F_3 plants mentioned above, Plant (3–3–1) and Plant (3–3–3) showed to be self-fertile, and some number of F_4 plants which were available for the cytological examination were obtained.

a) F_4 plants obtained from the F_3 plant (3–3–1) by selfing

Nineteen F_4 plants were obtained. No chromosomal irregularities were observed in all these plants. Gemini of cruciform configuration with two localized chiasmata were found in all of them. The number of these cruciform gemini in each metaphase was 1 in 5 plants, 2 in 9 plants, 3 in 4 plants and 4 in 1 plant. The gemini presenting the cruciform configuration were also definite ones in each metaphase.

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 19 plants are given in Table 8.

b) F_4 plants obtained from the F_3 plant (3–3–3) by selfing

Fifteen F_4 plants were obtained. No chromosomal irregularities were observed. The gemini of the cruciform configuration with two localized chiasmata were observed in all these plants. The number of these cruciform gemini was 4 in 4 plants, 5 in 5 plants, and 6 in 6 plants in each metaphase in these plants.

TABLE 8. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 19 F_4 plants of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*, obtained from the F_3 plant (3–3–1) by selfing.

F_4 Plant No.	Random distribution: No. of Chiasmata 1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
3–3–1– 1	13	20	25	2	–	–	2.27	136	9	0.066	2(1m, 1s)
3–3–1– 2	12	28	17	3	–	–	2.18	131	13	0.099	2(1m, 1s)
3–3–1– 3	7	11	26	5	–	1	2.66	133	6	0.045	3(1m, 2s)
3–3–1– 4	14	21	17	6	2	–	2.35	142	3	0.021	2s
3–3–1– 5	15	13	11	10	1	–	2.38	119	11	0.092	3(1m, 2s)
3–3–1– 6	13	32	10	4	1	–	2.13	128	11	0.086	2s
3–3–1– 7	17	25	14	9	3	2	2.46	172	23	0.134	1s
3–3–1– 8	10	22	12	11	5	–	2.65	159	14	0.088	2s
3–3–1– 9	9	33	21	5	–	2	2.43	170	27	0.159	1s
3–3–1–10	8	23	27	5	4	3	2.76	193	25	0.129	1s
3–3–1–11	15	29	12	4	–	–	2.08	125	19	0.152	2s
3–3–1–12	8	14	14	3	1	–	2.38	95	2	0.021	4(1m, 3s)
3–3–1–13	8	31	23	7	1	–	2.46	172	15	0.087	1s
3–3–1–14	9	20	24	6	1	–	2.37	142	11	0.077	2(1m, 1s)
3–3–1–15	22	22	11	5	–	–	1.98	119	14	0.118	2(1m, 1s)
3–3–1–16	23	14	7	3	3	–	1.65	99	8	0.081	3(1l, 1m, 1s)
3–3–1–17	19	20	19	9	2	1	2.40	168	10	0.059	1s
3–3–1–18	13	21	16	8	2	–	2.42	145	7	0.048	2s
3–3–1–19	7	20	16	6	1	–	2.48	124	13	0.105	3s

Abbreviations and symbols as in Table 4.

TABLE 9. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 15 F_4 plants of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*, obtained from the F_3 plant (3–3–3) by selfing.

F_4 Plant No.	Random distribution: No. of Chiasmata 1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
3–3–3– 1	10	9	14	6	–	1	2.50	100	1	0.010	4(1l, 1m, 2s)
3–3–3– 2	10	11	6	3	–	–	2.07	62	3	0.048	5(2l, 1m, 2s)
3–3–3– 3	6	7	17	9	1	–	2.80	112	1	0.009	4(1l, 1m, 2s)
3–3–3– 4	11	6	9	4	–	–	2.20	66	1	0.015	5(2l, 1m, 2s)
3–3–3– 5	12	14	7	5	1	1	2.20	88	5	0.057	4(1l, 1m, 2s)
3–3–3– 6	13	9	6	2	–	–	1.90	57	10	0.175	5(2l, 1m, 2s)
3–3–3– 7	1	8	6	5	–	–	2.75	55	1	0.182	6(2l, 1m, 3s)
3–3–3– 8	4	2	8	4	1	1	2.95	59	1	0.017	6(2l, 1m, 3s)
3–3–3– 9	12	6	2	–	–	–	1.50	30	5	0.167	6(2l, 2m, 2s)
3–3–3–10	12	17	9	2	–	–	2.03	81	2	0.025	4(1l, 1m, 2s)
3–3–3–11	7	13	6	2	2	–	2.30	69	1	0.014	5(2l, 1m, 2s)
3–3–3–12	2	15	6	4	3	–	2.70	81	10	0.123	5(2l, 1m, 2s)
3–3–3–13	6	6	3	2	3	–	2.50	50	5	0.100	6(2l, 2m, 2s)
3–3–3–14	5	12	3	–	–	–	1.90	38	5	0.132	6(2l, 2m, 2s)
3–3–3–15	9	7	4	–	–	–	1.75	35	2	0.057	6(2l, 2m, 2s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 15 plants are given in Table 9.

5) Back-cross, *A. fistulosum* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)

The examination was made in 29 back-cross plants. The results are in agreement with those reported in the previous paper obtained of 21 individuals of the same back-cross (MAEDA, 1937, Tables 6 and 7).

The univalents, fragments, heteromorphic pair, and the chain of 2 chromosomes and one fragment were observed in some of these back-cross plants. The gemini of the cruciform configuration with two localized

TABLE 10. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells in 29 back-cross plants, *Allium fistulosum* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*).

f×(f×C) Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta	Chromosome irregularities
22	—	25	16	7	1	1	—	—	—	1.74	87	16	0.184	3 (1m, 2s)	——
23	1	17	14	14	5	7	2	—	—	2.57	154	3	0.019	2 (1m, 1s)	I +
24	3	13	29	12	2	—	1	—	—	2.02	121	17	0.140	2 (1l, 1s)	I +++
25	1	26	19	11	2	1	—	—	—	1.83	110	28	0.255	2 (1l, 1s)	I ++
26	1	19	22	17	8	1	2	—	—	2.33	163	13	0.079	1 (1m)	1 ++
27	7	9	24	18	6	4	2	—	—	2.39	167	8	0.048	1 (1m)	I & fg #
28	—	19	14	15	2	—	—	—	—	2.00	100	12	0.120	3 (1m, 2s)	——
29	1	27	30	8	4	—	—	—	—	1.81	127	22	0.173	1 (1s)	I ++ (II+fg)
30	—	23	19	5	3	—	—	—	—	1.76	88	11	0.125	3 (1l, 2s)	——
31	1	4	25	13	6	8	1	2	—	2.95	177	13	0.073	1 (1s)	I ++ H
32	—	13	23	12	7	3	—	1	1	2.55	153	12	0.078	2 (1m, 1s)	——
33	1	29	13	7	8	2	—	—	—	1.97	118	6	0.051	1 (1s)	I&fg++(II+fg)
34	1	16	10	7	2	3	1	—	—	2.15	86	6	0.069	4 (1l, 1m, 2s)	I ++
35	—	14	4	2	—	—	—	—	—	1.90	38	6	0.158	6 (1l, 2m, 3s)	——
36	—	14	16	6	2	2	—	—	—	2.05	82	7	0.085	3 (1l, 2s)	(II+fg)
37	1	10	41	7	1	—	—	—	—	1.95	117	16	0.137	1 (1m)	I ++ H (often unpaired)
38	—	24	10	3	2	1	—	—	—	1.58	63	19	0.302	3 (1m, 2s)	H
39	1	20	27	12	8	2	—	—	—	2.17	152	19	0.125	1 (1s)	I ++
40	—	32	13	11	3	—	—	1	—	1.83	110	7	0.064	2 (Im, 1s)	——
41	—	22	33	13	2	—	—	—	—	1.93	135	11	0.081	1 (1s)	——
42	—	17	41	14	5	3	—	—	—	2.20	176	11	0.063	——	——
43	—	29	22	11	5	3	—	—	—	2.01	141	20	0.142	1 (1s)	——
44	8	26	20	7	4	3	1	1	—	1.87	131	9	0.069	I (1m)	1 #
45	2	41	5	2	—	—	—	—	—	1.14	57	21	0.368	3 (1m, 2s)	I ++
46	4	20	12	14	7	2	1	—	—	2.17	130	7	0.054	2 (1m, 1s)	I +++
47	—	21	27	8	3	1	—	—	—	1.93	116	21	0.181	2 (2s)	——
48	—	34	12	4	—	—	—	—	—	1.40	70	13	0.186	2 (1m, 1s)	——
49	2	22	10	6	—	—	—	—	—	1.50	60	13	0.217	4 (1l, 1m, 2s)	I ++
50	—	21	13	6	—	—	—	—	—	1.63	65	14	0.215	4 (1l, 1m, 2s)	——

Abbreviations and symbols as in Table 4.

chiasmata were found in 28 plants of the 29. The number of these cruciform gemini was 1 in 10 plants, 2 in 8 plants, 3 in 6 plants, 4 in 3 plants, and 6 in 1 plant. The gemini at metaphase presenting this cruciform configuration were definite ones in each of these plants.

The numerical results obtained of distribution of the random chiasmata and the chromosomal irregularities in these 29 back-cross plants are given in Table 10. These results show that there are also marked differences in chiasma frequency and terminalisation coefficient among individuals.

6) Back-cross F_2, {*Allium fistulosum* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)}^{2}

Experiments of selfing of *Allium fistulsum* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*) showed that there was a conspicuous difference in the degree of self-fertility among the 21 plants of this back-cross of which the report was made in the previous paper, and that only 6 plants of them produced a number of offspring available for the cytological examination. They are:

a) f×(f×C)–5, b) f×(f×C)– 6, c) f×(f×C)– 7,
d) f×(f×C)–8, e) f×(f×C)–13, f) f×(f×C)–17.

a) Plants obtained from f×(f×C)–5 by selfing

In Plant f×(f×C)–5, 3 gemini were of the cruciform configuration in each metaphase. Univalents were found. The numerical results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.45; Term. Coeff., 0.036 (Maeda, 1937, Tables 6 and 7).

Twenty three plants were obtained from this plant f×(f×C)–5 by selfing. No chromosomal irregularities were found in these 23 plants. The number of the cruciform gemini with localized chiasmata was 3 in 3 plants, 4 in 7 plants, 5 in 7 plants, 6 in 4 plants and 7 in 2 plants.

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 23 plants are given in Table 11.

b) Plants obtained from the back-cross f×(f×C)–6 by selfing

In Plant f×(f×S)–6, no geminus was observed which presented the cruciform configuration at metaphase. No chromosomal irregularities were also observed. The numerical results of chiasma distribution were: the mean number of chiasmata, 2.19; Term. Coeff., 0.109 (Maeda, 1937, Tables 6 and 7).

Fifteen plants obtained from this plant f×(f×C)–6 by selfing were examined. No chromosomal irregularities were observed in any of these offspring. The number of the cruciform gemini with two localized chiasmata was 0 in 1 plant, 1 in 4 plants, 2 in 2 plants, 3 in 5 plants, 4 in 2

TABLE 11. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 23 plants obtained from the back-cross plant, f×(f×C)–5, by selfing.

$\{f\times(f\times C)\}^2$ Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	7	8	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
5–1	10	7	1	2	—	—	—	—	1.75	35	3	0.086	6(2l, 1m, 3s)
5–2	9	6	10	5	—	—	—	—	2.37	71	9	0.127	5(2l, 1m, 2s)
5–3	14	17	5	10	1	3	—	—	2.52	126	2	0.016	3(2l, 1s)
5–4	13	5	8	3	1	—	—	—	2.13	64	6	0.094	5(2l, 1m, 2s)
5–5	11	8	—	1	—	—	—	—	1.55	31	6	0.194	6(2l, 1m, 3s)
5–6	4	5	1	—	—	—	—	—	1.70	17	1	0.059	7(3l, 2m, 2s)
5–7	11	9	10	7	1	2	—	—	2.60	104	1	0.009	4(2l, 1m, 1s)
5–8	12	9	4	2	2	1	—	—	2.20	66	3	0.045	5(2l, 2m, 1s)
5–9	5	21	18	5	1	—	—	—	2.52	126	2	0.016	3(2l, 1s)
5–10	7	12	7	3	—	1	—	—	2.33	70	8	0.114	5(2l, 1m, 2s)
5–11	17	10	11	2	—	—	—	—	1.95	78	2	0.026	4(2l, 1m, 1s)
5–12	12	7	7	3	—	—	—	—	1.97	59	1	0.017	5(2l, 1m, 2s)
5–13	3	12	16	9	5	4	—	—	3.20	160	1	0.006	3(2l, 1s)
5–14	10	6	10	2	2	—	—	—	2.33	70	1	0.014	5(2l, 1m, 2s)
5–15	12	6	2	—	—	—	—	—	1.50	30	0	0.000	6(2l, 2m, 2s)
5–16	5	10	15	7	2	1	—	—	2.85	114	0	0.000	4(2l, 1m, 1s)
5–17	9	2	5	2	1	1	—	—	2.35	47	1	0.021	6(2l, 1m, 3s)
5–18	14	10	9	5	2	—	—	—	2.28	91	2	0.022	4(2l, 1m, 1s)
5–19	6	18	11	5	—	—	—	—	2.38	95	2	0.021	4(2l, 1m, 1s)
5–20	12	15	1	1	1	—	—	—	1.80	54	0	0.000	5(2l, 1m, 2s)
5–21	4	5	1	—	—	—	—	—	1.70	17	1	0.059	7(3l, 1m, 3s)
5–22	19	12	6	3	—	—	—	—	1.83	73	0	0.000	4(2l, 1m, 1s)
5–23	7	9	18	5	1	—	—	—	2.60	104	0	0.000	4(2l, 2s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

plants and 5 in 1 plant. The numerical results of distribution of the random chiasmata are given in Table 12.

c) Plants obtained from f×(f×C)–7 by selfing

In Plant f×(f×C)–7, 3 gemini (1 large, 1 medium and 1 small) presented the cruciform configuration in each metaphase. No chromosomal irregularities were observed. The numerical results of distribution of random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.06; Term. Coeff., 0.109 (MAEDA, 1937, Tables 6 and 7).

Six plants obtained from this plant f×(f×C)–7 by selfing were examined. In one of these plants, (7–1), a chain of two chromosomes and one fragment were observed in each metaphase. The number of cruciform gemini with localized chiasmata in metaphase was 3 in 1 plant, 4 in 2 plants and 5 in 3 plants.

TABLE 12. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 15 plants obtained from the back-cross plant, f×(f×C)–6, by selfing.

{f×(f×C)}² Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	7	8	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
6– 1	12	20	10	3	4	1	–	–	2.40	120	13	0.108	3s
6– 2	21	18	8	2	1	–	–	–	1.88	94	10	0.106	3(1l, 1m, 1s)
6– 3	7	21	6	5	1	–	–	–	2.30	92	6	0.065	4(2l, 1m, 1s)
6– 4	16	15	18	8	3	–	–	–	2.45	147	10	0.068	2s
6– 5	16	18	19	13	1	2	–	1	2.66	186	7	0.038	1s
6– 6	9	19	12	8	1	1	–	–	2.51	126	12	0.095	3(2m, 1s)
6– 7	20	27	14	4	2	3	–	–	2.29	160	8	0.050	1m
6– 8	15	21	12	9	1	2	–	–	1.83	146	2	0.014	2(1m, 1s)
9– 9	14	9	3	3	1	–	–	–	2.90	58	2	0.034	5(2l, 3s)
6–10	10	33	11	10	5	1	–	–	2.57	180	17	0.094	1s
6–11	16	44	10	6	3	1	–	–	2.22	179	9	0.050	——
6–12	13	37	12	4	3	1	–	–	2.29	160	10	0.063	1m
6–13	26	10	3	1	–	–	–	–	1.48	59	2	0.034	4(1l, 1m, 2s)
6–14	7	15	20	6	2	–	–	–	2.62	131	9	0.069	3(2m, 1s)
6–15	9	23	13	4	1	–	–	–	2.30	115	2	0.017	3(1l, 1m, 1s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 6 plants are given in Table 13.

TABLE 13. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 6 plants obtained from the back-cross plant, f×(f×C)–7, by selfing.

{f×(f×C)}² Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
7–1	5	7	13	3	1	1	2.70	81	0	0.000	5(1l, 2m, 2s)
7–2	11	18	6	4	–	1	2.18	87	2	0.023	4(1l, 1m, 2s)
7–4	16	14	4	5	1	–	2.03	81	6	0.074	4(1l, 1m, 2s)
7–5	7	16	12	3	2	–	2.43	97	3	0.031	3(1l, 1m, 1s)
7–6	16	7	3	3	1	–	1.87	56	4	0.071	5(2l, 1m, 2s)
7–7	10	10	8	2	–	–	2.07	62	2	0.032	5(2l, 1m, 2s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

d) Plants obtained from f×(f×C)–8 by selfing

In Plant f×(f×C)–8, 4 gemini (2 large, 1 medium and 1 small) presented the cruciform configuration in metaphase. The chromosome fragments were observed. The numerical results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.05; Term. Coeff., 0.140 (MAEDA, 1937, Tables 6 and 7).

Seven plants were obtained from this plant, f×(f×C)–8, by selfing. Univalents occurred very frequently in 4 of these plants. Fragments were also observed in one of these 4 plants. The number of the cruciform gemini in metaphase was 4 in one plant and 5 in 2 plants. In 3 plants of the remaining 4, in which univalents were found, this number varied from 0 to 4 in 2 plants and from 2 to 4 in one plant. In the pollen mother cells in which the cruciform gemini were small in number, the number of univalents was markedly greater than in the cells in which these gemini were more abundant, showing that the smallness in number of the cruciform gemini is due to the failure of chromosome association in pairs which would have given rise to the cruciform configuration, if it had not failed to take place.

The numerical results of distribution of the random chiasmata and chromosomal irregularities found are given in Table 14.

TABLE 14. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells of 7 plants obtained from the back-cross, f×(f×C)–8, by selfing.

	Random distribution										Localized		
{f×(f×C)}² Plant No.	No. of chiasmata: 0	1	2	3	4	5	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Total no. of gemini with loc. Xta	No. of gemini with loc. Xta in each metaphase	Chromosome irregularities
8–1	26	29	4	1	—	—	0.66	40	13	0.325	19	0–4	I #
8–2	—	11	13	11	5	—	2.25	90	2	0.022	40	4 (2l, 1m, 1s)	——
8–3	5	21	7	5	—	—	1.32	50	2	0.040	32	probably 4	I ++ fg
8–4	17	29	7	—	1	1	0.95	52	12	0.231	25	0–4	I #
8–5	4	23	10	—	1	—	1.21	46	4	0.087	37	2–4	I ++
8–6	—	8	10	5	6	1	3.07	72	5	0.054	50	5 (2l, 2m, 1s)	——
8–7	—	17	11	2	—	—	1.50	45	1	0.022	50	5 (2l, 2m, 1s)	——

Abbreviations and symbols as in Table 4.

e) Plants obtained from f×(f×C)–13 by selfing

In Plant f×(f×C)–13, the gemini with the cruciform configuration were not observed. One heteromorphic pair and a chain of two chromosomes and one fragment were, on the other hand, found in each metaphase. The numerical results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 3.35; Term. Coeff., 0.030 (MAEDA, 1937, Tables 6 and 7).

Seventeen plants were obtained from this plant, f×(f×C)–13, by selfing. No chromosomal irregulalities were observed in these plants, excepting that a chain of two chromosomes and one fragment was found in one plant, (13–10). The number of cruciform gemini with two localized

chiasmata was 0 in 1 plant, 2 in 2 plants, 3 in 3 plants, 4 in 5 plants, 5 in 5 plants and 6 in 1 plant.

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 17 plants are given in Table 15.

TABLE 15. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 17 plants obtained from the back-cross, f×(f×C)–13, by selfing.

{f×(f×C)}² Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	7	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
13– 1	13	15	2	–	–	–	–	1.63	49	4	0.082	5(1l, 2m, 2s)
13– 2	10	26	19	3	2	–	–	2.35	141	12	0.085	2(1m, 1s)
13– 3	5	17	11	12	3	1	1	2.47	148	9	0.061	2(1m, 1s)
13– 4	12	19	14	5	–	–	–	2.44	122	5	0.041	3(1l, 1m, 1s)
13– 5	13	18	13	4	1	1	–	2.30	115	18	0.157	3(1l, 2s)
13– 6	24	39	12	3	2	–	–	2.00	160	27	0.169	——
13– 7	9	16	5	–	–	–	–	1.87	56	11	0.196	5(2l, 2m, 1s)
13– 8	11	19	7	2	1	–	–	2.08	83	6	0.072	4(2l, 1m, 1s)
13– 9	13	13	1	3	–	–	–	2.13	64	16	0.250	5(2l, 1m, 2s)
13–10	5	22	8	4	1	–	–	1.88	94	16	0.170	3(1l, 1m, 1s)
13–11	10	9	1	–	–	–	–	1.55	31	14	0.452	6(2l, 1m, 3s)
13–12	14	15	7	4	–	–	–	2.03	81	5	0.062	4(1l, 1m, 2s)
13–13	15	8	7	8	1	1	–	2.38	95	1	0.011	4(2l, 1m, 1s)
13–14	10	15	4	1	–	–	–	1.90	50	2	0.035	5(1l, 1m, 3s)
13–15	9	17	4	–	–	–	–	1.83	55	6	0.109	5(2l, 2m, 1s)
13–16	9	24	5	2	–	–	–	2.00	80	17	0.213	4(1l, 3s)
13–17	8	17	9	4	2	–	–	2.38	95	9	0.095	4(2m, 2s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

f) Plants obtained from f×(f×C)–17 by selfing

In Plant f×(f×C)–17, 4 gemini (1 large, 2 medium and 1 small) presented the cruciform configuration in metaphase. No chromosomal irregularities were observed. The numerical results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.10; Term. Coeff., 0.048 (MAEDA, 1937, Tables 6 and 7).

Sixteen plants obtained from this plant, f×(f×C)–17, by selfing, were examined. No chromosomal irregularities were found in any of these plants. The number of cruciform gemini with localized chiasmata was 4 in 7 plants, 5 in 7 plants, 6 in 1 plant and 7 in 1 plant.

The numerical results of distribution of the randorn chiasmata in these 16 plants are given in Table 16.

TABLE 16. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 16 plants obtained from the back-cross, f×(f×C)–17, by selfing.

$\{f\times(f\times C)\}^2$ Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta
17– 1	12	11	5	2	–	–	1.90	57	7	0.123	5(1l, 2m, 2s)
17– 2	12	6	6	4	1	1	2.30	69	2	0.029	5(2l, 2m, 1s)
17– 3	26	10	2	1	–	1	1.55	62	4	0.065	4(1l, 2m, 1s)
17– 4	11	7	2	–	–	–	1.03	31	3	0.097	6(2l, 2m, 2s)
17– 5	11	12	5	1	1	–	1.97	59	3	0.051	5(2l, 2m, 1s)
17– 6	28	6	4	1	1	–	1.53	61	1	0.016	4(1l. 2m, 1s)
17– 7	16	10	7	5	1	1	2.20	88	5	0.057	4(1l, 2m, 1s)
17– 8	15	8	2	4	1	–	1.93	58	6	0.103	5(1l, 2m, 2s)
17– 9	18	12	7	2	–	1	1.93	77	4	0.052	4(1l, 2m, 1s)
17–10	13	8	11	8	–	–	2.35	94	8	0.085	4(1l, sm, 1s)
17–11	17	4	7	2	–	–	1.80	54	7	0.129	5(1l, 2m, 2s)
17–12	8	2	–	–	–	–	1.20	12	8	0.667	7(2l, 2m, 3s)
17–13	20	6	3	1	–	–	1.50	45	10	0.222	5(1l, 2m, 2s)
17–14	11	10	7	2	–	–	2.00	60	8	0.133	5(1l, 2m, 2s)
17–15	22	7	3	3	4	1	2.08	83	7	0.084	4(1l, 2m, 1s)
17–16	17	8	6	5	2	2	2.33	93	7	0.075	4(1l, 2m, 1s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

7) Back-cross, *Allium fistulosum* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)^2

The back-crossing to *fistulosum* of the F_2 plants of the cross, *Allium fistulosum*×*A. Cepa*, was made. It was successful in the following 4 cases:— a) f×(2–1), b) f×(2–2), c) f×(3–3), d) f×(4–4).

a) Plants from the back-crossing, f×(2–1)

In the F_2 plant, (2–1), no geminus was observed which presented the cruciform configuration. A chain of 2 chromosomes and one fragment were found in each metaphase. The results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.30; Term. Coeff., 0.193 (MAEDA, 1937, Tables 4 and 5).

Seventeen back-cross plants of this F_2 plant (2–1) to *fistulosum* were obtained. Univalents, fragments, a heteromorphic pair and a chain of two chromosomes and one fragment were observed in some of these plants. The gemini of the cruciform configuration with two localized chiasmata were observed in 16 plants of these 17. The number of these cruciform gemini in metaphase was 1 in 6 plants, 2 in 6 plants, 3 in 3 plants and 4 in 1 plant. In some of the gemini with localized chiasmata, especially those of larger sizes, one terminal or subterminal chiasma was often found in the longer arms.

The numerical results of distribution of the random chiasmata and chromosomal irregularities found in each 10 pollen mothers cells of the 17 back-cross plants are given in Table 17.

TABLE 17. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells of 17 back-cross plants to *fistulosum* of the F_2 plant (2–1) of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*.

f×(2–1) Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta	Chromosome irregularities
1	—	12	14	4	5	1	3	—	—	2.58	103	12	0.117	3 (1l, 1m, 1s)	(II+fg)
2	1	27	13	8	8	3	—	—	—	2.07	124	27	0.218	2 (1m, 1s)	I ++ fg+
3	4	20	12	14	12	9	7	1	1	2.95	236	13	0.055	—	I ++
4	—	22	15	14	7	2	—	—	—	2.20	132	8	0.061	2 (1m, 1s)	—
5	—	11	24	16	6	3	—	—	—	2.43	146	4	0.027	2 (1m, 1s)	—
6	—	8	19	15	7	0	1	—	—	2.50	125	7	0.056	3 (1l, 1m, 1s)	—
7	—	15	25	22	7	1	—	—	—	2.34	164	5	0.030	1s	—
8	—	16	17	16	8	3	—	—	—	2.42	145	8	0.055	2m	—
9	—	28	35	4	3	—	—	—	—	1.74	122	19	0.156	1s	I +
10	—	21	21	13	12	1	2	—	—	2.39	167	14	0.084	1m	—
11	1	19	20	8	8	2	1	1	—	2.30	138	14	0.101	2 (1m, 1s)	I ++
12	—	15	10	11	4	—	—	—	—	2.10	84	2	0.024	4 (2m, 2s)	—
13	—	16	16	20	5	2	1	—	—	2.40	144	10	0.069	2 (1m, 1s)	—
14	—	20	18	11	1	—	—	—	—	1.86	93	19	0.204	3 (1m, 2s)	—
15	—	14	20	9	5	8	3	1	—	2.77	166	9	0.054	1s	(II+fg)
16	—	6	20	19	8	5	1	—	1	2.90	174	4	0.023	1s	H
17	—	8	23	14	8	5	1	—	1	2.78	167	7	0.042	1s	H

Abbreviations and symbols as in Table 4.

b) Plants from the back-crossing, f×(2–2)

In the F_2 plant, (2–2), two gemini (No. 1 and No. 4) were of the cruciform configuration with two localized chiasmata near the attachment point. One heteromorphic pair was observed in each metaphase of this F_2 plant. The numerical results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.18; Term. Coeff., 0.040 (MAEDA, 1937, Tables 4 and 5, Fig. 6).

Thirteen plants were obtained by back-crossing the F_2 plant (2–2) to *fistulosum*. Univalents and fragments were observed in some of these back-cross plants. In one of these plants, f×(2–2)–7, a fragment was found associating with a large geminus of the cruciform configuration by means of a chiasma or chiasmata located in the terminal portion of the longer arm (Fig. 10*f*). In all these 13 back-cross plants, the gemini of the cruciform configuration were observed in each metaphase. The number of these gemini with localized chiasmata was 3 in 6 plants, 4 in

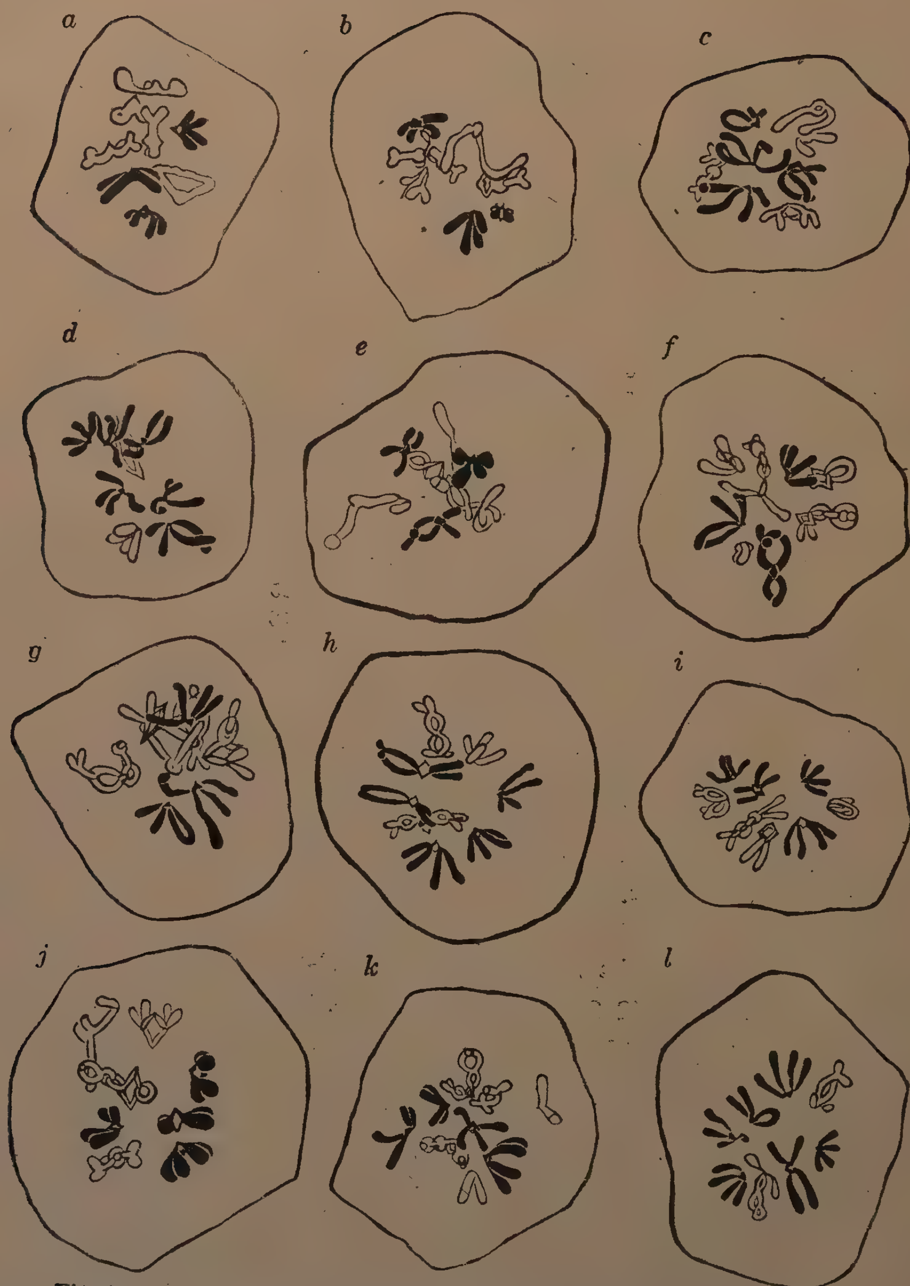


Fig. 10 *a*—*l*. Metaphases in polar view from 12 back-cross plants of f×(2—2), each with a different number of gemini of cruciform configuration with localized chiasmata. Gemini with localized chiasmata are shown in black and those with random chiasmata in white. *a*, Plant f×(2—2)—2, with one large, one medium and one small geminus of cruciform configuration. *b*, Plant f×(2—2)—3, with one large, one medium and one small geminus of cruciform configuration. *c*, Plant f×(2—2)—4, with two large, and one medium geminus of cruciform configuration, and one small

4 plants, 5 in 1 plant and 6 in 2 plants (Fig. 10 *a–l*). Sometimes, in some of these cruciform gemini, especially those of larger sizes, one subterminal chiasma was also found in the longer arms. Closer examination showed that in all the 13 back-cross plants two gemini, one the largest (No. 1) and the other the medium (No. 4), presented the cruciform configuration in each metaphase.

The numerical results of distribution of the random chiasmata and chromosomal irregularities observed in the 13 back-cross plants are given in Table 18.

TABLE 18. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells of 13 back-cross plants to *fistulosum* of the F_2 plant (2–2) of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*.

f×(2—2) Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 0	1	2	3	4	5	6	7	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Localized: No. of gemini with loc. Xta	Chromosome irregularities
1	—	11	15	6	6	2	—	—	1.86	93	6	0.064	3 (1l, 1m, 1s)	—
2	—	17	19	9	4	—	1	—	2.08	104	6	0.058	3 (1l, 1m, 1s)	—
3	1	19	11	8	5	6	—	—	2.30	115	4	0.034	3 (1l, 1m, 1s)	—
4	—	10	9	5	10	4	2	—	2.87	115	3	0.026	4 (2l, 1m, 1s)	—
5	—	3	10	2	4	1	—	—	2.50	50	3	0.060	6 (2l, 2m, 2s)	—
6	—	15	17	6	6	4	1	1	2.48	124	5	0.040	3 (1l, 1m, 1s)	—
7	—	11	9	16	5	4	3	2	2.98	149	5	0.033	3 (1l, 2m)	(II+fg)
8	—	23	12	7	5	1	2	—	2.10	105	3	0.029	3 (1l, 1m, 1s)	—
9	—	7	6	7	6	2	2	—	2.87	86	2	0.023	5 (2l, 2m, 1s)	—
10	—	8	12	10	5	5	—	—	2.67	107	3	0.028	4 (1l, 2m, 1s)	—
11	3	5	7	9	13	3	—	—	2.82	113	2	0.018	4 (2l, 1m, 1s)	I ⧻
12	3	10	5	8	9	5	—	—	2.62	105	5	0.048	4 (1l, 1m, 2s)	I ⧻
13	—	6	8	4	2	—	—	—	2.10	42	1	0.024	6 (2l, 2m, 2s)	—

geminus at 11 o'clock which has one terminal chiasma in addition to two localized ones. *d*, Plant f×(2—2)—5, with two large, two medium and two small gemini of cruciform configuration. *e*, Plant f×(2—2)—6, with one medium and one small geminus of cruciform configuration, and one large geminus at 6 o'clock which has one interstitial chiasma in addition to two localized ones. *f*, Plant f×(2—2)—7, with one large and two medium gemini of cruciform configuration. To one of longer arms of the large geminus of cruciform configuration at 6 o'clock a fragment is attached by means of a chiasma. *g*, Plant f×(2—2)—8, with one large and one medium geminus of cruciform configuration, and one small geminus at 6 o'clock which has one terminal chiasma in addition to two localized ones. *h*, Plant f×(2—2)—9, with one large, two medium and one small geminus of cruciform configuration, and one large geminus at 10 o'clock which has one subterminal chiasma in addition to two localized ones. *i*, Plant f×(2—2)—10, with one large, two medium and one small geminus of cruciform configuration. *j*, Plant f×(2—2)—11, with two large, one medium and one small geminus of cruciform configuration. *k*, Plant f×(2—2)—12, with one large, one medium and two small gemini of cruciform configuration. *l*, Plant f×(2—2)—13, with two large, one medium and one small geminus of cruciform configuration, and one medium geminus at 10 o'clock which has a terminal chiasma in addition to two localized ones. ×1200×2/3.

c) Plants from the back-crossing, f× (3–3)

In the F_2 plant, (3–3), chiasma distribution was not examined.

Twenty eight plants were obtained by back-crossing the F_2 plant (3–3) to *fistulosum*. Univalents and fragments were found in some of these 28 back-cross plants. The cruciform gemini with two localized chiasmata were found in all these 28 back-cross plants. The number of these cruciform gemini in each metaphase was 2 in 6 plants, 3 in 9 plants, 4 in 9 plants and 5 in 4 plants. Closer examination showed that of these gemini one of the medium size, corresponding highly probably with No. 5 of LEVAN, presented the cruciform configuration in each metaphase of all these back-cross plants.

The results of chiasma localisation examined in these 28 back-cross plants are summarized in Table 19.

TABLE 19. Chiasma localisation in 28 back-cross plants to *fistulosum* of the F_2 plant (3–3) of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*.

f×(3–3) Plant No.	No. of gemini with loc. Xta	f×(3–3) Plant No.	No. of gemini with loc. Xta
1	3 (1m, 2s)	15	2 (1m, 1s)
2	3 (2m, 1s)	16	3 (2m, 1s)
3	3 (2m, 1s)	17	4 (1l, 1m, 2s)
4	3 (1l, 1m, 1s)	18	3 (1l, 1m, 1s)
5	4 (1l, 2m, 1s)	19	5 (2l, 2m, 1s)
6	2 (1l, 1s)	20	4 (1l, 1m, 2s)
7	4 (1l, 2m, 1s)	21	4 (2m, 2s)
8	2 (1m, 1s)	22	5 (2l, 2m, 1s)
9	4 (1l, 1m, 2s)	23	3 (1l, 1m, 1s)
10	5 (1l, 2m, 2s)	24	3 (1l, 1m, 1s)
11	2 (1m, 1s)	25	5 (1l, 2m, 2s)
12	4 (1l, 2m, 1s)	26	2 (1m, 1s)
13	4 (2l, 1m, 1s)	27	2 (1l, 1s)
14	3 (1l, 1m, 1s)	28	4 (2l, 1m, 1s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

d) Plants from the back-crossing, f× (4–1)

In the F_2 plant, (4–1), the cruciform gemini and chromosomal irregularities were not observed. The numerical results of distribution of the random chiasmata were: the mean number of chiasmata, 2.56; Term. Coeff., 0.065 (MAEDA, 1937, Tables 4 and 5, Fig. 10). In this plant the mean number of chiasmata and terminalisation coefficient were determined in each of two large gemini, No. 1 and No. 3. In the case of the geminus, No. 1, they were 5.88 and 0.013, and in the No. 3 geminus 3.34 and 0.023 respectively (see Table 5 of this paper).

Eight plants were obtained by back-crossing this F_2 plant (4–1) to *fistulosum*. No chromosomal irregularities were observed in any of these

8 plants. The gemini of the cruciform configuration with two localized chiasmata were observed in each metaphase of all these 8 plants. The number of these gemini was 2 in 1 plant, 3 in 3 plants, 4 in 2 plants, 5 in 1 plant and 6 in 1 plant.

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 8 back-cross plants are given in Table 20. In all these back-cross plants the mean number of the chiasmata were conspicuously high, especially in the plants, f×(4–1)–7 and f×(4–1)–8. It was also observed that in these cases too, the number of chiasmata was especially large in the two gemini, No. 1 and No. 3, though no statistical examination per geminus was not carried out.

TABLE 20. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 8 back-cross plants to *fistulosum* of the F_2 plant, (4–1), of the cross, *Allium fistulosum*×*A. Cepa*.

f×(4–1) Plant No.	Random distribution: No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	7	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	No. of gemini with loc. Xta
1	8	16	9	6	1	–	–	2.40	96	2	0.021	4(2m, 2s)
2	13	17	8	2	–	–	–	1.97	79	1	0.013	4(1l, 2m, 1s)
3	15	21	10	4	–	–	–	2.06	99	2	0.019	3(1l, 1m, 1s)
4	3	11	2	2	1	1	–	2.50	50	1	0.020	6(2l, 1m, 3s)
5	15	4	8	2	1	–	–	2.00	60	1	0.017	5(2l, 1m, 2s)
6	13	24	8	4	–	1	–	2.14	170	4	0.037	3(1l, 2s)
7	8	15	16	4	4	2	1	4.25	50	9	0.180	3(1l, 1m, 1s)
8	9	28	9	7	6	1	–	3.90	156	4	0.026	2(1l, 1s)

Abbreviations and symbols as in Table 4.

8) Back-cross, *Allium Cepa*×(*A. fistulosum*×*A. Cepa*)

Three back-cross plants of the F_1 of the cross, *Allium fistulosum*×*A. Cepa,* to *Cepa* were obtained. No chromosomal irregularities were observed in these 3 back-cross plants. No geminus of the cruciform configuration was also observed in any of these plants (Fig. 11 *a–c*). The numerical results of chiasma distribution are given in Table 21.

TABLE 21. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients in each 10 pollen mother cells of 3 back-cross plants to *Cepa* of the cross, *Allium fistulosum*×*A. Cepa*.

(C×F_1) Plant No.	No. of chiasmata 1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.
(C×F_1)–1	17	52	8	2	1	–	1.98	158	23	0.146
(C×F_1)–2	17	41	12	9	–	1	2.21	177	40	0.226
(C×F_1)–3	14	49	15	2	–	–	2.06	165	54	0.327

9) Back-cross F_2, {*Allium Cepa* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*)}^{2}

Two plants obtained from the back-cross plant ($C \times F_1$)–1, *i.e. Cepa* to the F_1, by selfing, and 7 plants from another back-cross plant of the same pedigree, ($C \times F_1$)–3, by selfing were examined.

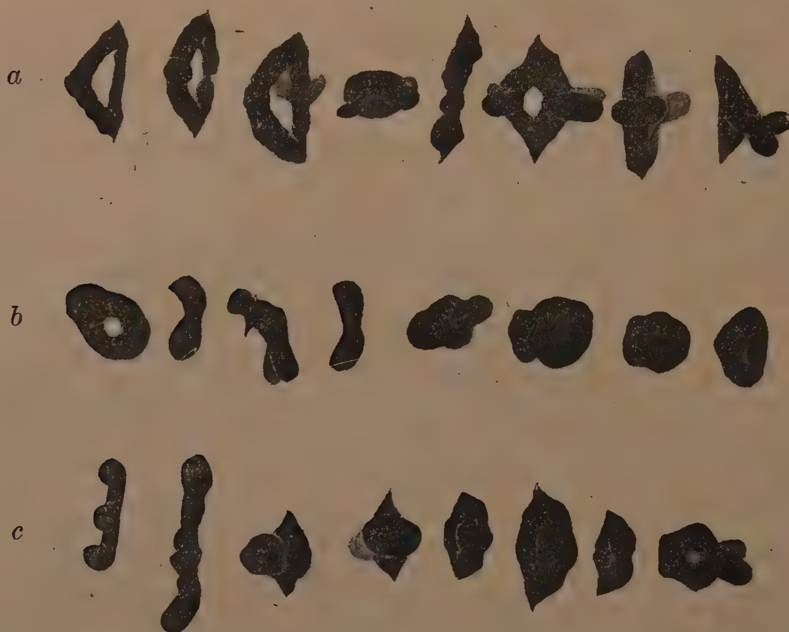


Fig. 11 *a–c*. Side view of the 8 chromosomes at metaphase of 3 back-cross plants of *Allium Cepa* × (*A. fistulosum* × *A. Cepa*), with random chiasmata only. *a*, Plant C×(f×C)–1. *b*, Plant C×(f×C)–2. *c*, Plant C×(f×C)–3. ×1200.

TABLE 22. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells of 9 plants obtained from the back-cross plants to *Cepa* of the F_1 plants of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*, by selfing.

$(C \times F_1)^2$ Plant No.	No. of chiasmata								Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	No. of gemini with loc. Xta	Chromosome irregularities
	0	1	2	3	4	5	6	7						
$\{(C \times F_1)-1\}^2-1$	1	13	35	17	10	1	2	1	2.48	198	14	0.070	—	I ++
$\{(C \times F_1)-1\}^2-2$	—	31	39	9	1	—	—	—	1.75	140	40	0.286	—	——
$\{(C \times F_1)-3\}^2-1$	—	17	27	12	3	1	—	—	2.07	124	19	0.153	2s	——
$\{(C \times F_1)-3\}^2-2$	—	29	41	7	3	—	—	—	1.80	144	44	0.306	—	——
$\{(C \times F_1)-3\}^2-3$	—	23	28	9	9	1	—	—	2.10	147	31	0.211	1s	——
$\{(C \times F_1)-3\}^2-4$	—	25	40	12	3	—	—	—	1.91	153	47	0.307	—	——
$\{(C \times F_1)-3\}^2-5$	—	25	38	14	3	—	—	—	1.94	155	29	0.187	—	——
$\{(C \times F_1)-3\}^2-6$	—	25	42	10	2	1	—	—	1.90	152	45	0.296	—	I +
$\{(C \times F_1)-3\}^2-7$	—	23	43	7	7	—	—	—	1.98	158	47	0.297	—	——

Abbreviations and symbols as in Table 4.

Univalents were observed somewhat frequently in one plant, and rather rarely in another one. The cruciform gemini with two localized chiasmata were observed in two plants of these 9. In one plant, $\{(C \times F_1) -3\}^2$–1, these gemini of the cruciform configuration were of a small size

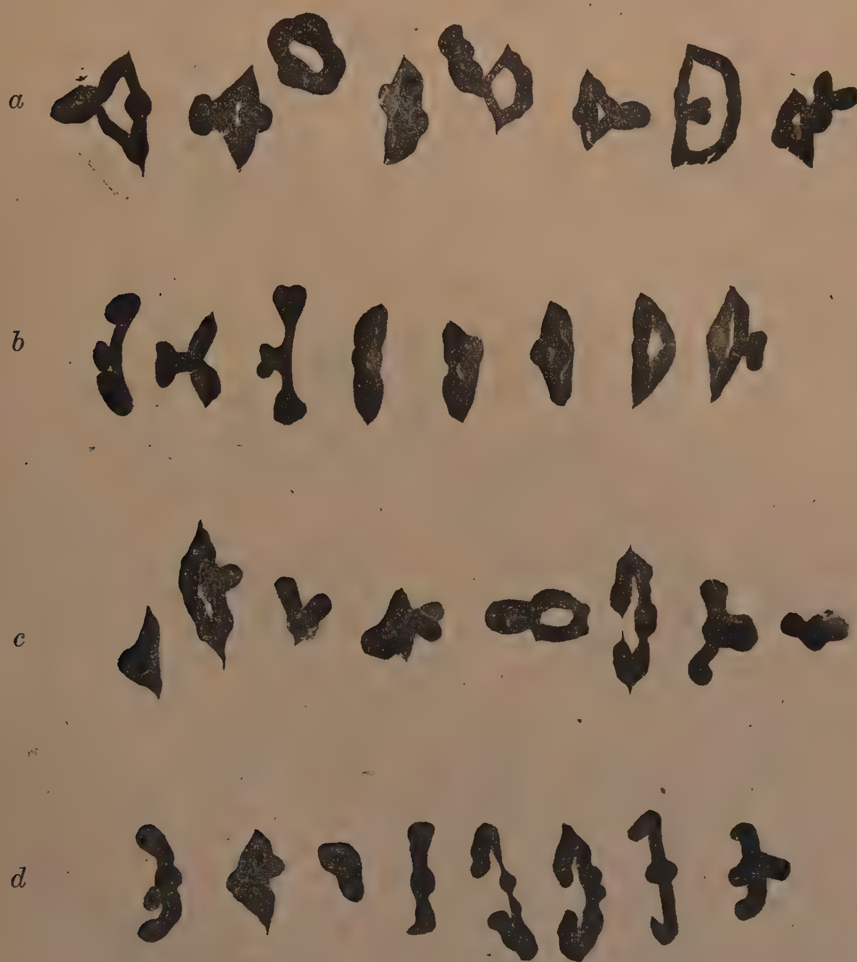


Fig. 12 *a-d*. Complete sets of metaphasic gemini in side views from 9 back-cross F_2, {*Allium Cepa*×(*A. fistulosum*×*A. Cepa*)}^{2}, with random chiasmata only except those in *c* and *e*. *a*, Plant $\{C\times(f\times C)-1\}^2$—1. *b*, Plant $\{C\times(f\times C)-1\}^2$—2. *c*, Plant $\{C\times(f\times C)-3\}^2$—1. The third and the last gemini from the left are of cruciform configuration with two localized chiasmata. *d*, Plant $\{C\times(f\times C)-3\}^2$—2. ×1200.

in each metaphase (Fig. 12*c*). In the other plant, $\{(C \times F_1) -3\}^2$–3, only one geminus was cruciform and of the small size as the former (Fig. 12*e*).

The numerical results of distribution of the random chiasmata in these 9 plants are given in Table 22.

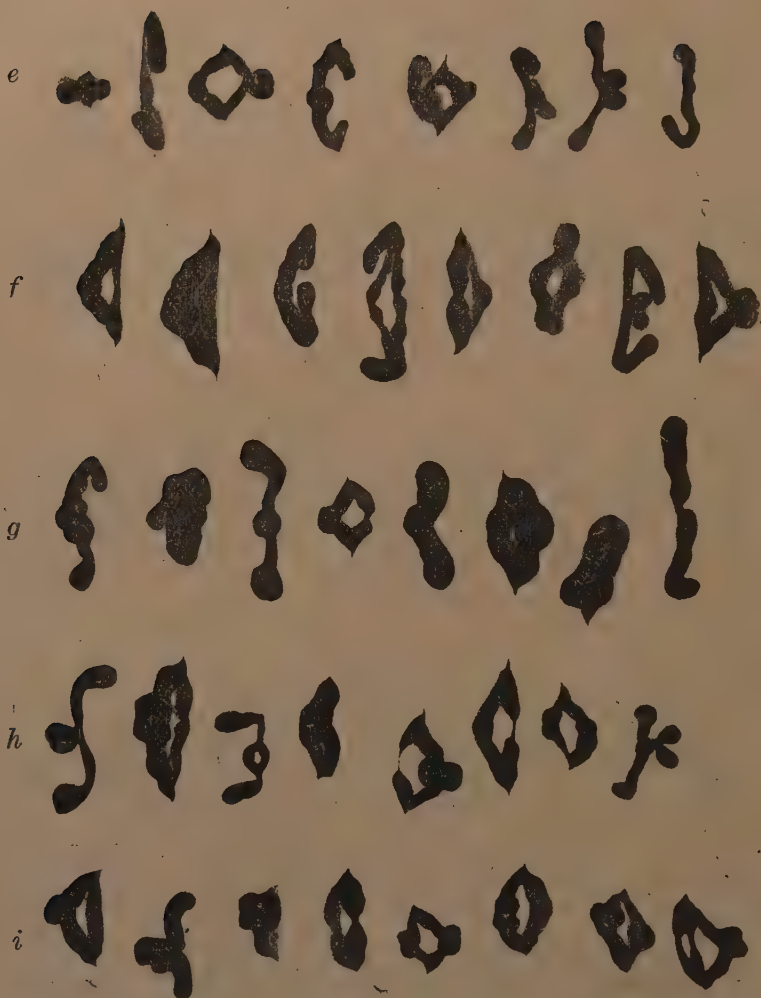


Fig. 12 *e–i*. Ditto. *e*, Plant {C×(f×C)—3}^{2}—3. The first geminus is of cruciform configuration with two localized chiasmata. *f*, Plant {C×(f×C)—3}^{2}—4. *g*, Plant {C×(f×C)—3}^{2}—5. *h*, Plant {C×(f×C)—3}^{2}—6. *i*, Plant {C×(f×C)—3}^{2}—7. ×1200.

10) Back-cross, *Allium Cepa*×(*A. fistulosum*×*A. Cepa*)^2

One plant was obtained by back-crossing the F_2 plant, (2–1), to *Cepa*, and 4 plants by back-crossing the F_2 plant, (3–3), to *Cepa*.

Univalents were observed very frequently in all these 5 plants. A fragment was also observed in each metaphase of the plant C×(3–3)–1. No cruciform geminus was observed in any one of these 5 back-cross plants (Fig. 13 *a–f*).

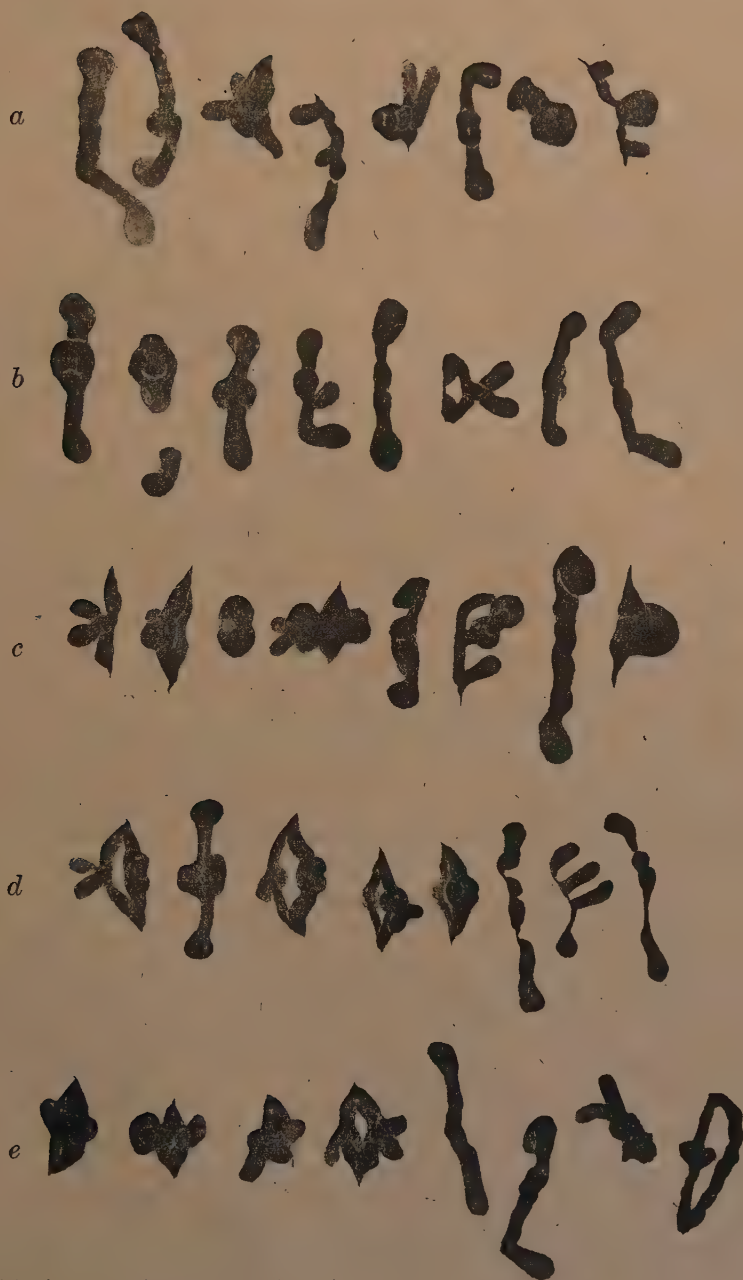


Fig. 13 *a–e*. Side views of metaphase of 5 back-cross plants of *Allium Cepa*× (*A. fistulosum*× *A. Cepa*)[2]. All 8 gemini, which are drawn separately, are observed to have random chiasmata. *a*, Plant C×(2–1)–1. *b*, Plant C×(3–3)–1, with one supernumerary fragment. *c*, Plant C×(3–3)–2. *d*, Plant C×(3–3)–3. *e*, Plant C×(3–3)–4. ×1200.

The numerical results of distribution of the random chiasmata, and the chromosomal irregularities in these 5 plants are given in Table 23.

TABLE 23. Chiasma frequencies and terminalisation coefficients, and chromosomal irregularities in each 10 pollen mother cells in 5 back-cross plants to *Cepa* of the F_2 plants of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa.*

C×F₂ Plant No.	No. of chiasmata 0	1	2	3	4	5	6	Mean	Total Xta	Total term. Xta	Term. coeff.	Chromosome irregularities
C×(2–1)–1	3	41	28	8	–	–	–	1.51	121	32	0.264	I ♯
C×(3–3)–1	4	43	22	8	1	2	–	1.56	125	19	0.152	fg I ♯
C×(3–3)–2	6	30	23	6	10	5	–	1.99	159	6	0.038	I ♯♯
C×(3–3)–3	3	27	28	18	2	1	1	1.95	156	36	0.231	I ♯♯
C×(3–3)–4	2	27	30	12	8	1	–	2.00	160	7	0.044	I ++

Abbreviations and symbols as in Table 4.

11) SUMMARY OF THE RESULT

The main results obtained from the plants in the hybrid generations are summarized as follows:—

a) Chiasmata

In the F_1 plants, (*Allium fistulosum* × *Allium Cepa*), the chiasma distribution in metaphase is of the random type as in *Cepa.*

In the F_2, the F_3 and the F_4 produced by selfing, however, some number of definite pairs of chromosomes or gemini present the characteristic cruciform configuration with two localized chiasmata near the attachment point (Tables 4, 6–9; MAEDA, 1937, Table 4).

In the back-cross plants of the F_1 and the F_2 to *fistulosum,* and in the F_2 of the former back-cross (F_1 to *fistulosum*) produced by selfing, some definite gemini varying in number in different plants also present the characteristic cruciform configuration as in the F_2, F_3 and F_4 of the original cross (Tables 10–20; MAEDA, 1937, Table 6), except for three plants of the seven obtained from the f×(f×C)–8 by selfing, in two of which plants the number of cruciform gemini in metaphase varied from 0 to 4 in each plant and in the remaining one of which it varied from 2 to 4 (p. 188; Table 14).

In the back-cross plants of the F_1 and the F_2 to *Cepa,* on the other hand, the chiasma distribution is of random type in all the cases, while in the F_2 produced by selfing of the back-cross plants of the F_1 to *Cepa,* some definite pairs of chromosomes are of the cruciform configuration at metaphase. (Tables 21–23).

All the results (including those reported in the previous paper, 1937) of the cruciform gemini definitely occurring in the succeeding generations of the cross and back-crosses are summarized in Table 24.

TABLE 24. Frequency of occurrence of plants with definite number of cruciform gemini at each metaphase in the F_2, F_3 and F_4, in the back-crosses of the F_1 and F_2 to *fistulosum*, and in the selfs or F_2 of the back-cross of the F_1 to *Cepa*.

Pedigrees of plants		No of cruciform gemini in parent plant	No. of cruciform gemini in each metaphase 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Total no. of plants examined
F_2		0	12	2	7	3	1	–	–	–	–	25
F_3	Selfs from (2–8)	2	–	–	9	8	1	–	1	1	–	20
	Selfs from (3–3)	–	–	1	1	–	2	–	–	–	–	4
F_4	Selfs from (3–3–1)	1	–	5	9	4	1	–	–	–	–	19
	Selfs from (3–3–3)	5	–	–	–	–	4	5	6	–	–	15
Back-cross of the F_1 to *fistulosum*		–	7	13	15	9	5	–	1	–	–	50
Selfs or F_2 of the back-cross of the F_1 to *fistulosum*	Selfs from f×(f×C)–5	3	–	–	–	3	7	7	4	2	–	23
	Selfs from f×(f×C)–6	0	1	4	2	5	2	1	–	–	–	15
	Selfs from f×(f×C)–7	3	–	–	–	1	2	3	–	–	–	6
	Selfs from f×(f×C)–13	0	1	–	2	3	5	5	1	–	1	17
	Selfs from f×(f×C)–17	4	–	–	–	–	7	7	1	1	–	16
Back-cross of the F_2 to *fistulosum*	Back-cross of (2–1)	0	1	6	6	3	1	–	–	–	–	17
	Back-cross of (2–2)	2	–	–	–	6	4	1	2	–	–	13
	Back-cross of (3–3)	–	–	–	6	9	9	4	–	–	–	28
	Back-cross of (4–1)	0	–	–	1	3	2	1	1	–	–	8
Selfs or F_2 of the back-cross of the F_1 to Cepa		0	7	1	1	–	–	–	–	–	–	9

While in the F_1 there is no remarkable difference in chiasma frequency (1.53) and terminalisation coefficient (0.432) from *Cepa*, in the F_2 and the following generations and the back-cross generations there are marked differences in these respects among individuals of different pedigrees and even those of the same origin. In the 25 F_2 plants of the same pedigree, for example, chiasma frequency varies from 2.56 to 1.23 and terminalisation coefficient from 0.378 to 0.040 (Table 4 and MAEDA, 1937, Table 5). These variations occur without any definite relation to the chiasma frequency and terminalisation coefficient in the immediately preceding generation. The F_2 plant (2–8), for example, shows the chiasma frequency 1.96 and the terminalisation coefficient 0.112 (Table 4), while in the F_3 of this hybrid former varies from 3.60 to 1.68 and the latter from 0.248 to 0.000 (Table 6).

All these results of the variations in chiasma frequency and terminalisation coefficient occurring in the F_3 and the following generations and in the back-crosses are summarized in Table 25 A and B. From these tables it is seen that the hybrid plants with the chiasma frequency nearly equal to, or slightly higher than, the frequency in *Cepa* (1.79) and the F_1 (1.53), are most numerous, while the terminalisation coefficient is considerably lower in the majority of these plants than in *Cepa* (0.300) and the F_1 (0.432).

In some hybrid plants with high chiasma frequencies it was observed that the chiasma number was remarkably higher in some special gemini than other gemini. This fact is not shown in Table 25 A and B in which only the general results are given without distinguishing the result from each plant. The most remarkable example of this case of high chiasma frequency in special gemini was found in the case of an F_2 plant, (4–1). In this plant no chromosomal irregularities were observed, and all the 8 gemini presented only the random chiasmata, the average chiasma frequency being 2.56 and Term. Coeff. 0.065 (MAEDA, 1937, Table 5). While in other gemini the chiasmata were one or two in number in each case, two large gemini, No. 1 and No. 3, showed a considerably large number of chiasmata, with the following numerical results (see p. 180, Table 5):—

Geminus	The mean number of chiasmata	Term. coeff.
No. 1	5.88	0.013
No. 3	3.34	0.023

These two gemini showed again a large number of chiasmata in the 8 back-cross plants obtained by crossing the (4–1) to *fistulosum* than in other gemini, especially conspicuously in 2 of the 8 plants which showed unusually high chiasma frequencies, 3.90 and 4.25 (p. 195, Table 20; cf. Table 25 A).

TABLE 25 A and B. Frequency of occurrence of plants with different chiasma frequencies (A) and terminalisation coefficients (B) in the F_2, F_3 and F_4, in the back-crosses of the F_1 and the F_2 to *fistulosum* and *Cepa*, and in the selfs or F_2 of the back-crosses of the F_1 to *fistulosum* and to *Cepa*.

(A)

Pedigree of plants		Chiasma frequency in parent plant	Chiasma frequency in each hybrid and back-cross plant: 1.00–1.25	1.25–1.50	1.50–1.75	1.75–2.00	2.00–2.25	2.25–2.50	2.50–2.75	2.75–3.00	3.00–3.25	3.25–3.50	3.50–3.75	3.75–4.00	4.00–4.25	4.25–4.50	Total no. of plants examined
F_2		1.53	1	1	3	9	5	5	1	–	–	–	–	–	–	–	26
F_3	Selfs from (2–8)	1.96	–	–	1	3	2	4	3	2	2	2	1	–	–	–	20
	Selfs from (3–3)	—	–	–	–	–	1	2	1	–	–	–	–	–	–	–	4
F_4	Selfs from (3–3–1)	2.69	–	–	1	1	3	11	2	1	–	–	–	–	–	–	19
	Selfs from (3–3–3)	2.27	–	–	1	3	5	1	2	3	–	–	–	–	–	–	15
Back-cross of F_1 to *fistulosum*		1.53	1	2	3	13	12	7	8	2	–	1	1	–	–	–	50
Selfs or F_2 of the back-cross of F_1 to *fistulosum*	Selfs from f×(f×C)–5	2.45	–	–	4	5	4	5	3	1	1	–	–	–	–	–	23
	Selfs from f×(f×C)–6	2.16	–	1	2	1	2	5	3	1	–	–	–	–	–	–	15
	Selfs from f×(f×C)–7	2.06	–	–	–	1	3	1	1	–	–	–	–	–	–	–	6
	Selfs from f×(f×C)–13	3.35	–	–	1	3	5	6	1	–	–	–	1	–	–	–	17
	Selfs from f×(f×C)–17	2.10	2	–	2	5	4	3	–	–	–	–	–	–	–	–	16
Back-cross of F_2 to *fistulosum*	Back-cross of (2–1)	2.30	–	–	2	–	3	6	2	4	–	–	–	–	–	–	17
	Back-cross of (2–2)	2.18	–	–	–	1	2	2	4	4	–	–	–	–	–	–	13
	Back-cross of (4–1)	2.56	–	–	–	1	3	1	1	–	–	–	–	1	–	1	8
Back-cross of F_1 to *Cepa*	F_1 / Cepa	1.53 / 1.79	–	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3
Selfs or F_2 of the back-cross of F_1 to *Cepa*	Selfs from $(C \times F_1)$–1	1.98	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	2
	Selfs from $(C \times F_1)$–3	2.06	–	–	–	5	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7
Back-cross of F_2 to *Cepa*	Back-cross of (2–1)	2.30	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
	Back-cross of (3–3)	—	–	–	1	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
Total no. of plants			4	4	22	55	59	60	32	18	3	3	1	1	–	1	265

(B)

Pedigree of plants		Term. coeff. in parent plant	Terminalisation coefficient in each hybrid and back-cross plant														Total no. of plants examined
			0.000-0.050	0.050-0.100	0.100-0.150	0.150-0.200	0.200-0.250	0.250-0.300	0.300-0.350	0.350-0.400	0.400-0.450	0.450-0.500	0.500-0.550	0.550-0.600	0.600-0.650	0.650-0.700	
F_2		0.432	2	11	7	4	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	25
F_3	Selfs from (2–8)	0.112	15	1	1	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20
	Selfs from (3–3)	——	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
F_4	Selfs from (3–3–1)	0.053	5	8	4	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	19
	Selfs from (3–3–3)	0.015	7	2	3	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	15
Back-cross of F_1 to *fistulosum*		0.432	9	20	11	5	2	1	1	1	–	–	–	–	–	–	50
Selfs or F_2 of the back-cross of F_1 to *fistulosum*	Selfs from f×(f×C)–5	0.036	16	4	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	23
	Selfs from f×(f×C)–6	0.109	5	8	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	15
	Selfs from f×(f×C)–7	0.109	4	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6
	Selfs from f×(f×C)–13	0.030	3	6	1	4	1	1	–	–	–	1	–	–	–	–	17
	Selfs from f×(f×C)–17	0.048	3	7	4	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	16
Back-cross of F_2 to *fistulosum*..	Back-cross of (2–1)	0.193	4	8	2	1	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17
	Back-cross of (2–2)	0.040	10	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13
	Back-cross of (4–1)	0.065	7	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8
Back-cross of F_1 to *Cepa*	F_1 ...... / Cepa	0.432 / 0.030	–	–	1	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	3
Selfs or F_2 of the back-cross of F_1 to *Cepa*	Selfs from $(C\times F_1)$–1	0.146	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
	Selfs from $(C\times F_1)$–3	0.327	–	–	2	1	2	1	1	–	–	–	–	–	–	–	7
Back-cross of F_2 to *Cepa*	Back-cross of (2–1)	0.193	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
	Back-cross of (3–3)	——	2	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
	Total no. of plants....		94	83	41	21	15	4	3	2	–	1	–	–	–	1	265

b) Chromosomal irregularities

The occurrence of univalents, fragments, heteromorphic gemini and chains of three chromosomes or two chromosomes and one fragment were observed in 112 hybrid plants. These chromosomal irregularities differ in frequency in different individuals. All these results are given taken together in Table 26.

TABLE 26. Summary of the results of observations of the chromosomal irregularities in the hybrid plants (cf. MAEDA, 1937, Tables 4 and 6; Tables 4, 6–22 of this paper).

Chromosomal irregularities	Heteromorphic gemini	Chain of 3 chromosomes or 2 chromosomes and one fragment	Univalents	Fragments
No. of plants	22	15	60	15

B) Fertility of the hybrid plants

In the hybrid plants which we studied, conspicuous differences were found in the degree of fertility among the individuals. While in the majority of cases, it seemed highly probable that the decrease in fertility was connected with the occurrence of chromosomal irregularities, a low degree of fertility was sometimes found in the hybrid plants in which no chromosomal irregularities were observed, suggesting that in the latter case the fertility was much connected with susceptibility to diseases, the damage by insects, the climatic conditions, and etc. It was the original intension to carry out the examination of fertility in each hybrid plant parallel with its cytological investigation, and to see the relation which may be found between the two results obtained. Owing to the circumstances mentioned above, however, it was hard to obtain clear data which may tell the relation between the decrease of fertility and the chromosomal irregularities, but the following information may have some significance on the question.

The examination of the F_1 plants showed that some percent of the pollen grains were degenerating in appearance, or empty of content, in correspondence with the occurrence of chromosomal irregularities observed in these plants (see p. 176). The fertility of these plants was, however, found to be much lower than expected from this result of cytological investigation. The inflorescences of these plants were remarkably large, containing a large number of flowers. For example, 2523 flowers were counted in one of these inflorescences of the average size. Nevertheless, only one F_2 plant was obtained by selfing from, on the average, ten of such inflorescences. As there are 6 ovules in each flower, the degree of self-fertility in these F_1 plants may be roughly estimated to be $1/10\times2500\times6=1/150{,}000$. It was observed that in each inflorescence some number of

ovaries swelled after pollination, but they came to degenerate by and by in most cases. Every inflorescence could produce a few seeds, but they had nothing but the seed coat. Occasionally seeds were found with rich content, but often proved to have no power of germination in spite of every care taken. From these facts it is seen that the extremely low degree of self-fertility in the F_1 plants is connected not only with the gametic sterility as inferrable from the chromosomal irregularities observed in the meiotic phase but also with the zygotic sterility (cf. LEVAN, 1941).

In the later generations too, the phenomena showing the co-occurrence of gametic and zygotic sterility were observed in some of the plants. But in some other cases it was found that the sterility was simply either gametic or zygotic. In the former case the degree of sterility corresponded to the frequency of the chromosomal irregularities, as expected, and in the latter case no such meiotic irregularities were observed, while the seeds produced were empty or did not germinate as in the former case.

The zygotic sterility in the hybrid plants without any detectable chromosomal irregularities drives us to the question of how these plants can be sterile. It seems probable that in the case of *Allium* hybrids in later generations the zygotic sterility is fundamentally due to the illegitimate combination of the parental chromosomes as a result of the free chromosome assortments and probably also the segmental interchange (crossing-over) in meiosis. It may cause the gametic sterility too, and also a change in chiasma frequency and terminalisation coefficient as will be discussed later.

Discussion

I. Localisation, frequency and terminalisation of chiasmata in *Allium* hybrids

1) Chiasma localisation

As to how chiasmata can be localized, there are several opinions. We shall consider them first.

a. Localisation as controlled by a gene or genes. In the present investigation are confirmed those results, i.e. the results of LEVAN (1933, 1935) that the chiasma formation is of the localized type in *Allium fistulosum* and the random type in *Allium Cepa*, and the results obtained by LEVAN (1936) and by EMSWELLER and JONES (1934, 1935 a, c) that it is of the random type in the F_1 hybrid between these plants, *A. fistulosum* ×*A. Cepa*, as in *A. Cepa*, one of the parents. But in the succeeding generations following the F_1, there is an important difference between the results we obtained and those obtained by EMSWELLER and JONES

(l.c.). While the results which EMSWELLER and JONES have obtained in back-cross plants suggest, according to them, that both types of chiasmata, the random and the localized, are characters showing the monohybrid segregation under the gene control, the results which we obtained in the hybrid and back-cross generations disprove this possibility of monohybrid segregation. In the present investigation, so far as it went, there were found no individuals in the hybrid and back-cross generations, all the eight gemini they carry showed, as required by the gene control hypothesis, the chiasma localisation as in the P_1 plant, *A. fistulosum*. We too, of course, expect the possibility of occurrence of individuals in which chiasmata in all the gemini to be of the localized type, but only in a lowest frequency which admits no explanation of the chiasma localisation as controlled by a gene or genes that may locate in a certain definite chromosome or chromosomes. EMSWELLER and JONES (LEVAN, 1941) have obtained, after the publication of their papers cited above, the result that in a progeny generation of the F_1 "many plants occurred with both random and localized chiasmata in the same cell", a result conforms with the result of the present investigation, but invalidates their interpretation of chiasma localisation as being a character transmittable after the scheme of monohybrid segregation. LEVAN (1941) has recently obtained the result that in one triploid F_2 plant of his cross the number of localized chiasmata varies in different cells, and is led to the view that a bivalent has no special tendency to assume a definite type of chiasma, localized or random. This result of LEVAN may appear at first sight to be inconsistent with the result of the present investigation that in the hybrid offspring some definite pairs of chromosomes only present the cruciform configuration at metaphase, but it seems highly probable that the variation observed by LEVAN is connected with the triploid condition of his F_2 plant which causes chromomosal irregularities, as actually observed by the author himself in this plant (LEVAN, l.c. p. 265). In our case too, in three plants obtained from f×(f×C)–8 by selfing the number of cruciform gemini varied, but the variation is to be regarded as being connected with varying degrees of the chromosomal irregularity—the occurrence of univalents which indicates the failure of chromosome pairing (p. 188 and p. 200).

To make clear the situation that in *Allium* the cruciform configuration is presented only by definite chromosome pairs, we may mention here again one of the remarkable cases which we observed. In Plant (2–2), an F_2 plant of the cross between *fistulosum* and *Cepa*, only two gemini, one the largest (No. 1) and one a medium (No. 4), were of the cruciform configuration at each metaphase (MAEDA, 1937, Table 4 and Fig. 6). In all the 13 plants obtained by back-crossing this plant (2–2) to *fistulosum* the same two gemini, No. 1 and No. 4, were again of the

cruciform configuration at each metaphase, accompanied in these cases with occurrence of some number of other cruciform gemini (p. 193; cf. Table 18). This situation in distribution of the localized type of chiasmata on definite chromosomes in the F_2 and back-cross generations is inexplicable by such an assumption as due to the control of a gene or genes, and requires another interpretation as to how the chiasma localisation is determined.

b. Localisation as determined by chromosome pairing. JANSSENS (1924) has observed in *Mecostethus grossum*, a well known case of the localized chiasmata, that the pachytene pairing occurs only in the proximal region of the chromosomes where the chiasmata are localized, a result which suggests that the chiasmata are localized because the pairing is localized.

HUSKINS and SMITH (1934) have observed in *Fritillaria Meleagris*, another case known of the localized chiasmata, that the longitudinal splitting takes place in the unpaired portion of pachytene chromosomes, while it does not in the paired portion. They have regarded this result as indicating that "it is the splitting which inhibits pairing". DARLINGTON (1934, 1935) who has observed this correlation between pairing and non-splitting of the chromosomes in *Zea mays* and some species of *Fritillaria*, is led to the conclusion: "The pairing usually begins near the centromere, and it is in the distal parts that pairing fails. Chiasmata are formed in the paired parts and are localized near the centromere" (DARLINGTON, 1937).

In the present investigation, it was observed that in *Allium fistulosum* the pachytene pairing is complete being tight along the whole length of chromosomes (p. 169), in a striking contrast to the cases of *Mecostethus* and *Fritillaria*, and yet the chiasmata are localized in this plant. Thus we find that the explanation of the chiasma localisation as being connected with the method of chromosome pairing is inadequate for the case of *Allium fistulosum*.

c. Localisation as determined by the concentration of the breakage loci in the attachment region. In the X-ray experiments, SAX and MATHER (1939) have observed the fact indicating that in *Tradescantia* the loci of chromosome breakage becomes concentrated in the attachment region by the exposure to X-rays. Adopting DARLINGTON'S (1935, 1937) explanation on the mechanism of chiasma formation to this fact they observed, they put forward the hypothesis of differential torsion of chromosomes to explain the mechanism of chiasma formation at a definite localisation. In this case, however, another interpretation holds as well, that in *Tradescantia* chromosomes the attachment region differs in some structural nature from other regions, so that the X-rays can affect this region more strongly than the other regions.

We now come to the question, what is then the cause of the chisma localisation in *Allium fistulosum*. To give an answer to the question, we shall consider first about the distribution of the *fistulosum* and *Cepa* chromosomes in the hybrid and back-cross generations, that is, about the chromosomal constitution of gemini in these generations.

In the F_1 plants, every geminus is composed of the "homologous" chromosomes of the *fistulosum* and *Cepa* origin. In the F_1 sporogenesis, the *fistulosum* and *Cepa* chromosomes undergo the disjunction and are freely assorted in the spores produced, hence in the gametes also. In the F_2 generation, therefore, the following 3 kinds of genimi should occur:— a) Gemini of *fistulosum-fistulosum* constitution, b) gemini of *fistulosum-Cepa* constitution, and c) gemini of *Cepa-Cepa* constitution. These gemini may be named conveniently *ff*, *fC* and *CC* respectively. In the F_2 plants any one of the gemini may, as a matter of chance, be of any one of these 3 kinds of constitution, *ff*, *fC* and *CC*. When an F_2 individual with these 3 kinds of gemini is selfed, we expect that in the F_3 the constitution of gemini are:— a) *ff* in all the gemini composed of the chromosomes derived from the *ff* gemini in the F_2, b) *ff*, *fC* and *CC* in those derived from the *fC* gemini in the F_2 in the frequency of 1:2:1, and c) *CC* in all those derived from the *CC* gemini in the F_2. When individuals in the following hybrid generations as well as the back-cross generations are selfed, the same results are also expected to occur as will be seen from Diagram II.

Chiasmata are formed between the pairs of chromosomes, *ff*, *fC* and *CC* respectively. According to the chiasmatype theory, it should be expected that in the gemini *fC* the component chromosomes will become complicated by segmental interchange. It seems possible, however, to consider that, even if the chromosome arms are complicated by the segmental interchange, the segments in the attachment regions will remain unaffected, so that, these segments will remain as *fistulosum* or *Cepa*, and will disjoin after the schemes shown in Diagram II, whatever the constitution may be in the other regions (chromosome arms).

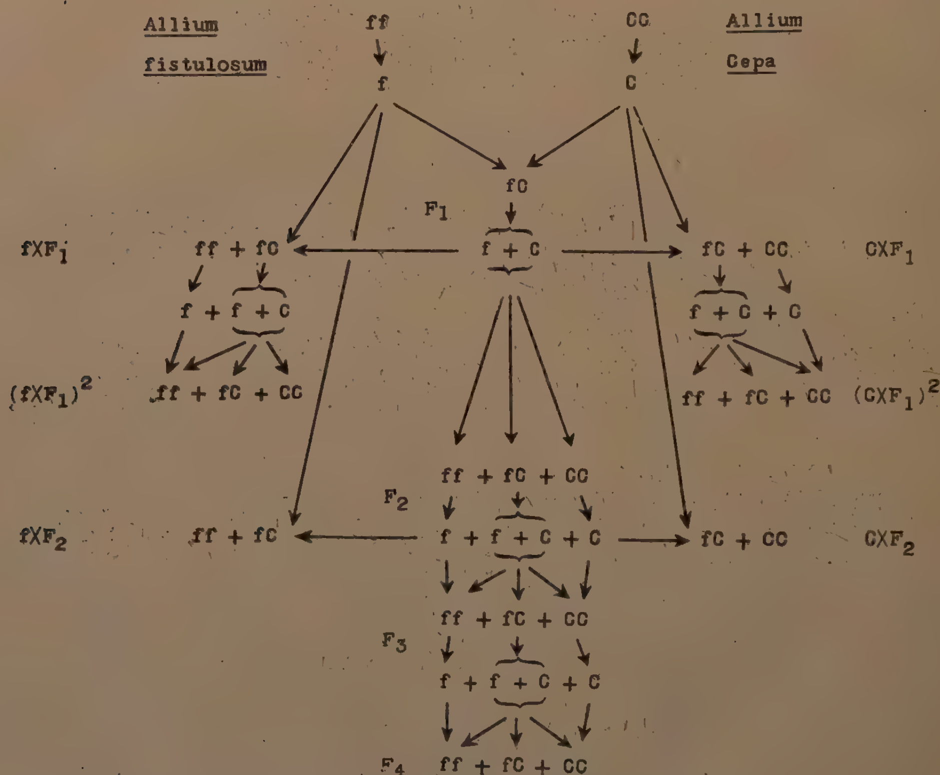
In the *ff* and *CC* gemini the component chromosomes should of course have the *fistulosum* and *Cepa* attachment segments respectively. The classification of the gemini made above into 3 kinds should, therefore, hold in any case so far as the attachment regions are concerned.

Secondly, we have the facts that: a) in all the 8 *ff* gemini of *fistulosum*, the configuration is cruciform, *i.e.* the chiasmata are of the localized type in all these gemini; b) in all the 8 *fC* gemini in the F_1 and c) in all the *CC* gemini of *Cepa*, the chiasmata are of the random distribution type. Putting it conversely, we may say that any geminus of the cruciform configuration is of the *ff* constitution in any hybrid and back-cross

plant, and the geminus with the chiasmata of the type of random distribution is of the *fC* or *CC*.

We are now able to understand the reason why in the F_2 plant (2–2) the gemini. No. 1 and No. 4, were of the cruciform configuration, and why these gemini could give rise to the *ff* gemini in the generation back-crossed to *filtulosum* in which all the gemini are of the *ff* constitution

Diagram II



ff, **fC** and **CC** represent *ff*, *fC* and *CC* geminus respectively.
f and **C** represent *fistulosum* and *Cepa* univalent in gametes respectively.

(see p. 163). The chiasma localisation is thus explained as being determined by the chromosomes themselves or by the peculiarity which they possess. This assumption is made valid by the comparison of the observed frequency of occurrence of plants with definite number of the cruciform gemini with those expected or obtained by calculation on the basis of this assumption. These frequencies, observed and expected, are compared in Table 27.

TABLE 27. Observed and calculated frequencies of occurrence of the plants with different numbers of cruciform gemini at metaphase in the F_2 and F_3 generations of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*, and in the back-cross generations of the F_1 and F_2 to *fistulosum*. The observed frequencies given in this table are taken from those in Table 24. The expected frequencies are calculated from the expansion of $(p+q)^n$, by putting $p=\frac{3}{4}$ and $q=\frac{1}{4}$ in the case of selfing, and $p=q=\frac{1}{2}$ in the case of back-crossing. In the formula, n=the number of *fC* gemini in the parent plant of hybrid origin; p, q=the probabilities of occurrence of non-cruciform (*fC* and *CC*) and cruciform (*ff*) gemini respectively from *fC* gemini in the hybrid parent. In the case of the F_3 plants and in the case of the back-cross plants of the F_2 to *fistulosum*, the number of *fC* gemini or n is arbitrarily taken as 4 for Plant (2–1), Plant (4–1) and Plant (2–8) and 3 for Plant (2–2) and Plant (3–3), because in these cases *CC* gemini exist in the F_2 parents together with *fC* gemini which are practically indistinguishable from the *CC* gemini.

Pedigree of plants		Calculated as		No. of cruciform gemini in each plant: 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
F_2		n=8	Ob.	12	2	7	3	1	—	—	—	—	25
		ff=0	Ex.	3	7	8	5	2	0	0	0	0	
F_3	Selfs from F_2, (2–8)	n=4	Ob.	—	—	9	8	1	—	1	—	—	19
		ff=2	Ex.	0	0	6	8	4	1	0	0	0	
Back-cross of F_1 to *fistulosum*		n=8	Ob.	7	13	15	9	5	—	1	—	—	50
		ff=0	Ex.	0	2	5	11	14	11	5	2	0	
F_2 back-cross of the F_1 to *fistulosum*	Selfs from f×(f×C)–5	n=5	Ob.	—	—	—	3	7	7	4	2	—	23
		ff=3	Ex.	0	0	0	4	8	7	3	1	0	
	Selfs from f×(f×C)–6	n=8	Ob.	1	4	2	5	2	1	—	—	—	15
		ff=0	Ex.	2	4	5	3	1	0	0	0	0	
	Selfs from f×(f×C)–13	n=8	Ob.	1	—	2	3	5	5	1	—	—	17
		ff=0	Ex.	2	5	5	4	1	0	0	0	0	
	Selfs from f×(f×C)–17	n=4	Ob.	—	—	—	—	7	7	1	1	—	16
		ff=4	Ex.	0	0	0	0	5	7	3	1	0	
Back-cross of the F_2 to *fistulosum*	Back-cross of (2–1)	n=4	Ob.	1	6	6	3	1	—	—	—	—	17
		ff=0	Ex.	1	4	6	4	1	0	0	0	0	(16)
	Back-cross of (2–2)	n=3	Ob.	—	—	—	6	4	1	2	—	—	13
		ff=3	Ex.	0	0	0	2	5	5	2	0	0	(14)
	Back-cross of (3–3)	n=3	Ob.	—	—	6	9	9	4	—	—	—	28
		ff=2	Ex.	0	0	4	10	10	4	0	0	0	
	Back-cross of (4–1)	n=4	Ob.	—	—	1	3	2	1	1	—	—	8
		ff=2	Ex.	0	0	1	2	3	2	1	0	0	(9)

Abbreviations: Ob., observed; Ex., expected.

As will be seen from Table 27, the observed and calculated frequencies of plants with different numbers of cruciform gemini are approximately in coincidence with exceptions of the cases of the F_2 and the F_1 back-cross to *fistulosum*. The exceptions are probably to be due to the high degree of sterility in the F_1 (p. 205). The conclusion which we may draw is thus as follows:—

The association in hybrid offspring by chance assortment, of two *fistulosum* chromosomes or at least their segments in the attachment regions gives rise to the crudiform configuration with localized chiasmata. The association by chance assortment of one *fistulosum* and one *Cepa* chromosome or attachment segment, or that of two *Cepa* chromosomes or attachment segments gives rise to the random type of chiasmata.

Thus the necessary condition is, for a geminus to present the chiasmata of localized type, that both component chromosomes, or at least their segments in the attachment regions, must be of the *fistulosum* origin. The *fistulosum* chromosome must, therefore, have in its attachment region some special condition which determines the chiasmata to be of the localized type. We have observed no fact which indicates that such a displacement to the attachment region of the chiasmata once formed at random as considered by LEVAN (1933) as a possible interpretation of the localized chiasmata, takes place.

In *Allium fistulosum* the chiasmata are generally of the localized type, but in some low frequencies the chiasmata of the random type or both types mixed may occur (p. 172; cf. LEVAN, 1933, Table II). This fact shows that in the *fistulosum* chromosomes the other regions than the attachment region must also have the special condition to determine the chiasma formation. This conclusion is supported by the fact that in the F_1 generation in which all the gemini are of the *fC* constitution, the chiasmata are exclusively of the random type as in *Cepa*. The conclusion is not in disaccord with our interpretation attempted above that the *fistulosum* chromosomes have a special condition determining the chiasma formation in the attachment region, hence the chiasmata are localized in all these chromosomes; but it moreover suggests that the special condition in the other regions is much weaker in ability and the formation of chiasmata in these regions is generally suppressed by "interference" and is successful only when the chromosome is paired with the *Cepa* chromosome which presents no chiasmata of localized type.

From what considered above, we may conclude that in *Allium fistulosum* the special condition is strong enough to produce the chiasmata, only in the attachment region in the normal condition, hence the chiasmata are localized. As to the nature of the special condition we shall consider later.

2) Chiasma frequency

It has been observed that the chiasma frequency changes in hybrids to some extents, in *Triticum* hybrids by DARLINGTON (1931, 1937), in *Festuca-Lolium* hybrid by PETO (1934), in *Gossypium* hybrids by SKOVSTED (1935), in *Allium* hybrids by LEVAN (1937) and in *Lolium* hybrids by JENKIN and THOMAS (1939). In most of these cases, however, the investigation has been carried out in the F_1 generation only; in a few cases the following generations have been examined, but only with a small number of plants. Among the results which these authors have obtained, there is a coincidence that the chiasma frequency is lower in the hybrid plants than in the parent plants, the decrease being often accompanied with the occurrence of univalents and sometimes also of fragments.

According to LEVAN (l.c.), in 8 F_1 plants of the cross, *Allium pulchellum*×*A. carinatum*, the frequency varies from 0.72 to 0.99, the average frequency being 0.85, and the decrease as compared with the average frequency in the parent plants is 15.0%. The same author has found that in the case of *Allium pulchellum*×*A. flavum pumilum roseum*, this decrease is 31.7%. The author (LEVAN, 1937, p. 265) has regarded these decrease in chiasma frequency in the F_1 ("the reduction % figure") as showing "the degree of difference in the gene complement between the genomes brought together in the hybrid."

In the *Allium* hybrid which we studied, no remarkable change from *Cepa* is shown in the F_1, but first in the following hybrid and back-cross generations. When the chiasma frequencies in these hybrid and back-cross generations are inspected in Table 25 A in each pedigree, it is seen that there are considerable differences in frequency even among the sister members of the same pedigree. The inspection shows, moreover, that the individuals with the frequency equal or nearly equal to that of *Cepa* (1.79) or the F_1 (1.53) are most numerous and those with the frequencies higher or lower than this or that are of much less frequent occurrence.

These results may superficially appear to be favourable for the explanation that the change in chiasma frequency is due to the segregation of a number of genes controlling the chiasma formation. In the present investigation, however, we have observed that when the examination is made per geminus in a definite individual, some definite gemini only show the change, while others do not. This fact does not allow of the assumption that the chiasma formation is under a mere gene control, because if so, only definite gemini could not show such a change. To give a precise knowledge on this result we obtained, we may here mention again the case of Plant (4–1) which showed only random chiasmata the average frequency of which was 2.56 (p. 194; MAEDA, 1937, Table 5). In this plant, while most of the gemini carried one or two chiasmata as in *Cepa* or the F_1, the two large ones, No. 1 and No. 3, showed considerably high

frequencies, 5.88 and 3.23 respectively. In 6 plants of the 8 obtained by back-crossing the (4–1) to *fistulosum*, the average frequency was nearly as high as in the case of (4–1), and in the remaining two it was even considerably higher than in these 6 plants. It is highly probable that in all these back-cross plants too, at least the gemini, No. 1 and No. 3, showed a high chiasma frequency as in the (4–1), so that the average frequency was so high. How can this change in chiasma frequency be particular to definite gemini?

In the above, we have discussed that the chiasma localisation in *Allium fistulosum* must be determined by a special condition existing in the part of the chromosomes in the attachment region, and also that in this case of *fistulosum* similar conditions must exist in the parts of the chromosomes in other regions too, which, however, are not strong enough to cause the chiasma formation in the ordinary pairing of these chromosomes, but can only give rise to it generally with the *Cepa* chromosome which forms chiasmata with its homologue.

We have, on the other hand, the fact that in *fistulosum* too the random chiasmata are formed in some low frequency. This shows that the special internal condition for chiasma formation of *fistulosum* chromosomes can be activated in a certain condition even in the case of the *fistulosum-fistulosum* constitution of gemini, to form the random chiasmata. The nature of this condition is unknown at present, but this should be a condition external to the chromosomes.

While in the case of localized chiasmata, the variation in frequency being very much small, the chiasma formation does not appear to be much influenced by such an external condition, it is generally so highly affected in the case of random chiasmata that a wide range of variation is, as well known, commonly the case. In the M-geminus in *Vicia faba* (MAEDA, 1930), for instance, the number of chiasmata at metaphase varies from 3 to 13 with the mode of 8 (the chiasma frequency: 8.10), and in the m-geminus from 1 to 6 with the mode of 3 (the chiasma frequency: 3.52). In *Allium Cepa*, in which no conspicuous difference in length is perceptible among its 8 chromosome pairs and in which only the random type of chiasmata is observed (p. 175), the number varies from 1 to 6. It seems that in these cases the internal condition for chiasma formation does not simultaneously come into its outward expression as a chiasma in all the chromosome parts, each with the internal condition. According to external conditions, however, the chiasmata may be formed many or less in number, and thus the variation will result.

It seems likely, therefore, that the chiasma determining internal condition may exist in more numerous parts of chromosomes than the highest number of chiasmata observed, but according to the condition external to the chromosome some of them remain in inactivated state. If

this conclusion is correct, we shall be able to understand the reason why in the F_2 and the following as well as back-cross generations special gemini can show the chiasmata much more numerous than in the normal parent plant *Cepa* and also in the F_1 of this plant crossed to *fistulosum*.

While in the F_1 the chromosome complement consists of complete sets of *fistulosum* and *Cepa* chromosomes, in the F_2 and the following as well as back-cross generations, individuals may occur in which there are *Cepa* or *fistulosum* chromosomes more than 8 and *fistulosum* or *Cepa* chromosomes correspondingly less than 8. It is well known fact that a chromosome set or sets with excessive chromosomes or an incomplete chromosome set is unfavourable to the normal physiological process. In some abnormal conditions experimentally induced, such as by the exposure to X-rays, it has been demonstrated that chromosomes are liable to breakage (cf. SAX, 1937). The present case of irregular sets of chromosomes is not directly comparable to these cases, but the fact that the heterosis is conspicuous only in the F_1 generation seems to suggest that in plants with the chromosome complement consisting of an incomplete chromosome set and another set with excessive chromosomes, belonging to different genomes, some physiological disturbance may occur; and it seems likely that even a slight physological disturbance may give rise, if the chiasmata are formed by the chromosome breakage and the recombination of the segments (cf. p. 217), to an exceptionally high number of chiasmata in some special gemini which are especially susceptible to the condition external to them, because in *Cepa* even in the normal physiological condition the number is subject to variation. The conclusion is then that in the case of the random type too, the chiasmata are to be determined by the chromosomes which carry them as in the case of localized type, primarily being determined by the internal condition probably of structural nature of the chromosomes, and secondarily by susceptibility of the chromosomes to the external condition which activates the internal condition to result in chiasma formation, and in which some physiological change due to hybrid combination of chromosomes is also includible.

3) Terminalisation coefficient

We obtained the result that terminalisation coefficient is nearly equal in *Cepa* and in the F_1, and that the change is first observable in later hybrid and back-cross generations (see p. 202, Table 25 B). It seems likely, therefore, that the terminalisation coefficient also undergoes an influence of parental chromosome combination as the chiasma frequency, though we have no further facts supporting this view.

II. Chromosomal irregularities in *Allium* hybrids

The study of hybrids has long been the center of interest, and many cytological investigations have been carried out in this field of study.

Many chromosomal irregularities have been observed in meiosis in the hybrids raised between the parents with different numbers as well as the same number of chromosomes (cf. BLEIER, 1934, LEVAN, 1936: MÜNTZING, 1939a).

In the present investigation, the chromosome fragments and univalents, heteromorphic pairs and the chains of three chromosomes or those of two with a fragment were observed in the hybrid plants. The heteromorphic pairs are probably due to the loss of a portion in one of the members by fragmentation, and the chains of three chromosomes or of two with a fragment seem due to the occurrence of supernumeral univalents or fragments. The latter irregularity, the chromosome chain, is not observed in the F_1, but first in later hybrid generations, while the former irregularity and the irregularities first named above are observed in the F_1 also. It seems then highly probable that the occurrence of fragments and univalents are the primary cause of the other irregularities, the heteromorphic pairs and the chromosome chains, and the whole question as to the origin of these irregularities in *Allium* hybrids may be reduced to the question of the origin of these irregularities, the occurrence of univalents and fragments which may undergo irregular distribution in the F_1 meiosis and may appear in the F_2 as extra chromosomes or fragments or may form the chromosome chains with the normal homologues. The univalents and the fragments are observed both associated with each other in most cases, and it is suggested that these irregularities probably have a common origin.

It has been suggested by KUWADA (1928) that hybrid plants consisting of two different genotypical complexes, "may have more tendency to respond to an abnormal environmental condition than the normal plants." SAX (1937) has pointed out that the effect of the change in temperature on the chromosomal irregularity is similar to the effect of other agencies in which hybridity can be included. In the amphidiploid hybrids, which have both diploid chromosome sets of their parents, the occurrence of univalents has also been observed (in *Raphnobrassica* studied by KARPECHENKO, 1928, and HOWARD, 1938; *Nicotiana* amphidiploids studied by KOSTOFF, 1939; *Tritisecale* studied by MÜNTZING, 1939b). MÜNTZING (l.c.) has explained the irregularities which he has observed in his *Tritisecale* as caused by the "physiological disturbance" in the hybrid; and KOSTOFF (l.c.) has explained the irregularities in his *Nicotiana* amphidiploids as due to the disharmony in "development of biochemical reactions conditioning the mitotic processes", a disharmony which he considers to arise from the difference in the gene constitutions in the parents.

The irregularities which we observed in the *Allium* hybrids seem also to be due to the hybridity which can cause a tendency more easily to respond to abnormal environmental conditions than their parents.

III. The origin of chiasmata

In 1909, JANSSENS proposed the chiasmatype theory on the basis of his results of investigation of chiasmata in *Salamandra*. In this theory JANSSENS has assumed the possibility of crossing and of breakage and recombination at the point of crossing, of the homologous chromosomes to result in new combination of their segments at meiosis. In this theory, therefore, the origin of the chiasmata is to be due to the breakage and recombination of two chromatids of the four at the crossing point—the partial chiasmatype. In his later investigation of Orthopteran spermatogenesis, JANSSENS (1924) has strongly maintained this theory of chiasmatype with a supplement that there is another possibility of chiasmatype to occur in the second division—the late chiasmatype, and has come even to the view that the chiasmatype may occur in the somatic division too.

Since the beginning of the last decade, the partial chiasmatype only has come to be adopted to the cytological explanation of the mechanism of crossing-over, mainly on the reason that the recombination value can never be higher than 50% (e.g. BELLING, 1930, DARLINGTON, 1935), and direct and indirect evidence for this chiasmatype as of real occurrence have been given by many adovocators of the theory (e.g. STERN, 1931. CREIGHTON and MCCLINTOCK, 1931. CHINO and KIKKAWA, 1934. FUJII, 1939; cf. SAX, 1936. DARLINGTON, 1937).

Opposing to the chiasmatype theory of JANSSENS, on the other hand, GRANATA (1910) has asserted the two-plane theory which explains the origin of the chiasmata as due to the alternate opening out of the associated four chromatids two by two in reductional and equational planes. This view of GRANATA has since been supported by many cytologists also.

SAX (1930), as an adovocator of the two-plane theory, assumed that the mechanism of crossing-over lies, as assumed by the chiasmatype theory, in the breakage and recombination of chromatids, but that the recombination takes place after the chiasmata formed, between the two chromatids of the four which cross over each other at the points of chiasmata. MATSUURA (1937, 1938), another adovocator of the two-plane theory, has proposed a new theory, the "neo-two-plane theory". In this theory it is maintained that the four chromatids are associated at the point of attachment or the kinetochore only, so as to cause, in the pollen mother cells of *Trillium kamtschaticum*, the cruciform configuration of the geminus at metaphase, and that it is a matter of chance whether the chromatid kinetochores separate at anaphase reductionally or equationally, hence whether the division is reductional or equational. As SAX does, the author (MATSUURA, 1940) also assumes that the crossing-over is due to the breakage and recombination of chromatids, but considers that the breakage is caused

by the "parallelisation" or the "conversion of spiral system from the relational to the parallel relationship", a phenomenon which he maintains to occur at a meiotic stage just before metaphase in *Trillium* and at early anaphase in *Tradescantia*.

While these authors supporting the two-plane theory, also recognize the breakage and recombination of chromatids as the mechanism of crossing-over, the data as being in favour of the view of crossing-over being directly connected with the chiasma formation have been accumulating. As some of these data, SAX (1936) pointed out, when he withdrew his hypothesis referred to above, the following facts:—The definite relation between the failure of chiasma formation and the absence of crossing-over (DOVZHANSKY, 1932. BEADLE, 1933), the relation found between the chiasma frequency and the crossing-over frequency (BEADLE, 1932. DARLINGTON, 1934a), the similarity of effect of environment on chiasma frequency and crossing-over frequency (WHITE, 1934), and etc. The results of investigation of *Bombyx mori* (MAEDA, 1939) may also be mentioned here as an additional evidence to each of the first two data pointed out by SAX. In *Bombyx mori*, the crossing-over is, as well known, absent in female, and parallel with it the chiasma formation fails to take place in the oöcyte, and the crossing-over value calculated from the chiasma frequency observed in the spermatocyte gemini coincides closely with the highest crossing-over value ever obtained in the male of this moth. It seems likely that the case of *Trillium kamtschaticum* studied by MATSUURA (l.c.) may belong, as do *Drosophila* male (DARLINGTON, 1934b) and *Bombyx* female, to the case of "failure of chiasma formation and the absence of crossing-over." The exceptional chiasma formation observed in this plant (MATSUURA, 1941) seems only to suggest that there is in this plant a possibility of occurrence of "spontaneous" or "induced" crossing-over, though in this plant we are at present quite ignorant of genetical data to justify this suggestion.

The evidence of the parallelism existing between the crossing-over and the chiasma formation strongly suggests that the chiasma is not a mere point of meeting of two split planes as has been explained by the two-plane theory, but must be one which has its origin in the breakage and recombination of chromatids as required by the chiasmatype theory. The question as to how the breakage and recombination of chromatids can occur is, however, a problem hardly explicable. DARLINGTON (1935, 1937) made an effort to solve this difficult question, but it remains not explained how the recombination can occur (MATSUURA, 1940). BELLING (1931, 1933) made an attempt to explain the chiasma formation avoiding in it to consider the phenomena, breakage and recombination, which are of opposite nature to each other and yet are to take place almost simultaneously, but the explanation was purely hypothetical. It seems that

at the present state of our knowledge any attempt is premature to explain this difficult question, but some consideration on the origin of chiasmata may be made.

The results of the present investigation show that in *Allium fistulosum* the chiasma localisation is determined by an internal condition, probably of structural nature of chromosomes in the attachment region (p. 215). From the point of view that the chromosome and the chromonema must be structurally differentiated, KUWADA (1937, 1939) has suggested on the basis of these results preliminarily reported (MAEDA, 1937) that there should be an intimate relation between the structure of the chromosomes and chromonemata and the chiasma formation as the mechanism of crossing-over. An important significance in this respect of the constrictions of chromosomes, which seem to exist in a larger number than we observe directly under the microscope, as inferrable from the results of experimental treatment of chromosomes by chloralhydrate (SAKAMURA, 1920) and X-rays, and at which the chromosome breakage is generally considered to occur, has been pointed out. Based on these suggestions the following consideration on the origin of chiasmata is attempted.

It is generally observed, as stated above, that the number of chiasmata varies in a definite geminus. If the chiasma formation is connected with the structural difference in chromosome parts, these variation seem to indicate that there are many regions with special structure, probably more than, to take the case of *Vicia faba* for instance, 13 in M-geminus and 6 in m-geminus, since in the chromosome in which 13 (or 6) chiasmata can be counted, the numbers are much reduced in other instances. It seems that each special structure must have the special property of forming a chiasma, but according to condition the property cannot come into its full outward expression as a chiasma, so that the number of chiasmata can vary in the same geminus. Experimental demonstration of such changes in chiasma frequency have been made by OEHLKERS (1935) and his co-workers. In the case of *Allium fistulosum* the special property is so strong to form chiasmata in the attachment region that they are formed in this region in every case except a few, but in other regions it is so weak that in the ordinary condition of chromosome pairing they are formed only exceptionally. In *Allium fistulosum*, therefore, the chiasmata are localized. In *Allium Cepa*, on the other hand, no chiasma is localized near the attachment region, because in this region the special structure or the special property of forming the chiasma is lacking. In other regions chiasmata are formed, but with variation in number, the special property being weaker than in the case of localized type. In the F_1 of the cross, *Allium fistulosum* × *A. Cepa*, the chiasmata are formed except for the attachment region, since in this case the *fistulosum* chromosomes carrying parts with the special property of some strength are

paired with *Cepa* chromosomes in which the special property in the parts is stronger. Analogous cases have been reported in the case of chromosome segmentation. According to KUWADA (1919), in some hybrid in maize between plants with different chromosome numbers due to chromosome segmentation the number of gemini is equal to that of the parent with the larger chromosome number, and in another hybrid it is equal to that of the parent with the smaller number (cf. SEILLER, 1925). The first case corresponds, if the chiasmata originate in chromosome breakage, to the case of the formation of random chiasmata in the F_1 of *Allium* hybrid, and the second to the case of chiasmata not formed in the attachment region in this F_1.

In short, we may say as follows:—The chiasma formation is determined primarily by the structural condition of chromosomes or chromonemata, and secondarily by the special property in the parts of chromosome with this structural condition. The special property is a property with which the chromosomes or chromonemata are liable to breakage and recombination. The strength of the special property is controlled by external agencies as well as by cell conditions such as, for instance, that due to the chromosome combination with an excess of chromosomes of one of the parents, hence with an incomplete chromosome set of the other. The changes in chiasma frequency occurs, therefore, first in the F_2 and the following as well as back-cross generations, and not in the F_1. The influence of cell conditions on the special property is particular to definite gemini, so that the change in chiasma frequency may occur very conspicuously only in some definite gemini. The conclusion that the chiasma frequency is controlled by external or cell condition postulates that the primary or structural condition for chiasma formation may exist in more numerous parts of chromosome than the highest number of chiasmata which we can observe.

It is a well known fact that in hybrid organisms the chromosomes maintain many of their own morphological characteristics in the parent organisms. The results of investigation of localized chiasmata in hybrid generations show that the chiasma forming characteristic belongs to this category of characteristics. The chiasma formation may undergo the control of the genotype in which some structural change such as inversion is involved, but this is of a secondary significance. The fact that the localized chiasmata are particular to definite chromosomes is favourable to the view that the chiasma is determined by a structural condition, ready for chromosome breakage and recombination, rather than to the view that it is a mere point of meeting of two planes of split opened out at right angles as assumed by the two-plane theory. The special property as one of the factors of chiasma formation is probably a property of colloidal nature,

and it seems that in the chromosome breakage and recombination the phénomenon, something like thixotropy, may play some rôle.

Summary

1. In the present paper, the mode of chiasma distribution, random or localized, in *Allium fistulosum* and *A. Cepa*, and their hybrid and back-cross generations was mainly observed.

2. The chromosome complements in the root-tip cells and the pollen grains of *Allium fistulosum* and *A. Cepa* were studied, and the morphological identities were found between the corresponding members of the chromosome complements in these two plants.

3. In meiotic phases also, there was found no morphological difference between the chromosomes (gemini) of *A. fistulosum* and *A. Cepa*, excepting that in *fistulosum* the chiasma distribution is of the localized type from the diplotene onward while it is of the random type in *Cepa*.

4. In *fistulosum*, random chiasmata were exceptionally also observed at metaphase in a small percentage (Table 1).

5. Numerical results of chiasma frequency and terminalisation coefficient obtained in *Cepa* are given in Table 2.

6. The results of chiasma localisation, chiasma frequency, terminalisation coefficient and chromosomal irregularities in hybrid and backcross generations are given in Tables 2–23. The main results may be summarized as follows:—

a. In the F_1, and the back-crosses of the F_1 and the F_2 to *Cepa*, the chiasma distribution was of the random type as in *Cepa*.

b. In some of the F_2, F_3 and F_4 plants, in some of the back-cross plants of the F_1 and the F_2 to *fistulosum*, and the F_2 of the back-cross plants of the F_1 to *fistulosum* and to *Cepa*, some definite chromosome pairs were found to present the cruciform configuration at metaphase, having two localized chiasmata on both sides of the attachment point.

c. In the F_1, chiasma frequency and terminalisation coefficient were nearly equal to those in *Cepa*. First in later hybrid and back-cross generations, a conspicuous difference in these values was observed among the hybrid plants, even among those belonging to the same pedigree (Table 25 A, B).

d. Examination per geminus of chiasma frequency in an F_2 plant, (4–1), showed that in two gemini, No. 1 and No. 3, the numbers of chiasmata were very much higher than in other gemini which had the same number of chiasmata as in the F_1 or *Cepa*.

e. Univalents, fragments, heteromorphic pairs and chains of three chromosomes or two chromosomes and one fragment were ob-

served in these hybrid plants to occur in different frequencies in different individuals (Table 26).

7. The origin of chiasmata is discussed, and it is concluded that the chiasma formation is determined primarily by some internal structural condition of the chromosomes and secondarily by the susceptibility of the chromosome regions with the special structural condition to external conditions, in which some physiological change in the cell due to hybrid chromosome combinations or structural variations can be included.

Literature cited

BELLING, J. 1931. Chiasmas in flowering plants. Univ. Calif. Pub. Bot. **16**: 311–338.

——— 1933. Crossing-over and gene rearrangement in flowering plants. Genetics **18**: 388–413.

BERGHS, J. 1904. La formation des chromosomes hétérotypique dans la spermatogénèse vegetale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium* (*speciosum*). Cellule **21**: 171–189.

BLEIER, H. 1934. Bastardkaryologie. Bibl. Gen. **11**: 393–485.

CHINO, M. and KIKKAWA, H. 1934. Cytological demonstration of crossing-over in the autosomes of *Drosophila virilis*. Cytologia **4**: 453–456.

CREIGHTON, H. B. and MCCLINTOCK, B. 1931. A correlation of cytological and genetical crossing-over in *Zea mays*. Proc. Nat. Acad. Sci. **17**: 492–397.

DARLINGTON, C. D. 1931. The analysis of chromosome pairing in *Triticum* hybrids. Cyotologia **3**: 21–25.

——— 1934a. Anomalous chromosome pairing in the male *Drosophila pseudoobscura*. Genetics **19**: 95–118.

——— 1934b. The origin and behaviour of chiasmata. VII. *Zea mays*. Zeitschrf. f. i. Abst. Vererb. **67**: 96–114.

——— 1935. The time, place and action of crossing-over. Journ. Genet. **31**: 185–212.

——— 1937. Recent Advances in Cytology. 2nd Edit. London.

EMSWELLER, S. L. and JONES, H. A. 1934. The cytology of a back-cross population derived from (*Allium Cepa*×*fistulosum*)×*fistulosum*. Am. Nat. **68**: 467.

——— 1935a. A gene for control of interstitial localisation of chiasmata in *Allium fistulosum* L. Science **81**: 543–544.

——— 1935b. An interspecific hybrid in *Allium*. Hilgardia **9**: 265–273.

——— 1935c. Meiosis in *Allium fistulosum*, *Allium Cepa*, and their hybrids. Hilgardia **9**: 277–294.

FUJII, S. 1938. Demonstration of crossing-over in the salivary gland chromosome (A preliminary note). Jap. Journ. Genet. **14**: 287–288.

GRANATA, L. 1910 Le cinesi spermatogenetiche di *Pamphagus marmoratus* (BURM.). Arch. f. Zellforsch. **5**: 182–214.

HOWARD, H. W. 1938. The fertility of amphidiploids from the cross *Raphanus sativus* ×*Brassica oleracea*. Zeitschrf. ind. Abst. Verb. **48**: 1–85.

HUSKINS, C. L. and SMITH, S. G. 1933. Chromosome division and pairing in *Fritillaria Meleagris*. Journ. Genet. **28**: 397–406.

JANSSENS, F. A. 1909. Spermatogénèse dans les Batraciens. V. La théorie de la chiasmatypie, nouvelle interprétation des cinèse de maturation. Cellule **25**: 387–411.
——— 1924. La chiasmatypie dans les insectes. Cellule **34**: 135–359.
JENKINS, T. J. and THOMAS, P. T. 1939. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. III. *Lolium lolicium* and *Lolium rigidum*. Journ. Genet. **37**: 255–286.
KARPECHENKO, G. D. 1928. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus*×*Brassica oleracea*. Zeitschrf. indk. Abst. Vererb. **48**: 1–85.
KOSTOFF, D. 1939. Studies on polyploid hybrids *Nicotiana glauca*, GRAH.×*Nicotiana Langsdorfii*, WEIMM. and their evolutionary significance. Journ. Genet. **37**: 129–209.
KUWADA, Y. 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **39**: 1–148.
——— 1928. An occurrence of restitution-nuclei in the formation of the embryo-sacs in *Balanophora japonica*, MAK. Bot. Mag. Tokyo **42**: 117–129.
——— 1937. 染色體の構造 (The structure of chromosomes). Tokyo.
——— 1939. Chromosome structure. A critical review. Cytologia **10**: 213–256.
LEVAN, A. 1931. Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas **15**: 347–356.
——— 1933. Cytological studies in *Allium*. IV. *Allium fistulosum*. Svensk Bot. Tids. **27**: 211–232.
——— 1935. Cytological studies in *Allium*. VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. *Hereditas* **20**: 289–330.
——— 1936. Die Zytologie von *Allium Cepa*×*fistulosum*. Hereditas **21**: 195–214.
——— 1937. Cytological studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas **23**: 317–370.
——— 1940. Meiosis of *Allium Porrum*, a tetraploid species with chiasma localisation. Hereditas **26**: 454–462.
——— 1941. The cytology of the species hybrid *Allium Cepa*×*fistulosum* and its polyploid derivatives. Hereditas **27**: 253–272.
MAEDA, T. 1930. On the configuration of gemini in the pollen mother cells of *Vicia faba*, L. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B. **5**: 125–137.
——— 1937. Chiasma studies in *Allium fistulosum*, *Allium Cepa*, and their F_1, F_2 and back-cross hybrids. Jap. Journ. Genet. **13**: 146–159.
——— 1939. Chiasma studies in the silkworm, *Bombyx mori*, L. Jap. Journ. Genet. **15**: 118–127.
MATSUURA, H. 1937. On the chiasma theories for the mechanism of crossing-over. (In Japanese). Jap. Journ. Genet. **13**: 41–42.
——— 1938. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* PALL. VII. Additional evidence for the neo-two-plane theory of bivalent constitution. Cytologia **9**: 78–87.
——— 1940. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* PALL. XII. The mechanism of crossing-over. Cytologia **10**: 390–405.
——— 1941. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* PALL. XIV. Primary and secondary chiasmata. Cytologia **11**: 380–387.
MÜNTZING, A. 1939a. Chromosomenaberrationen bei Pflanzen und ihre genetische Wirkung. Zeitschrf. induk. Abst. Vereb. **76**: 323–350.
——— 1939b. Studies on the properties and ways of production of rye-wheat amphidiploids. Hereditas **25**: 387–430.

OEHLKERS, F. 1935. Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. I. Zeitschrf. f. Bot. **26**: 385–430.

PETO, H. 1934. The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Loilum*. Journ. Genet. **28**: 113–156.

SAKAMURA, T. 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung durch die Chloralisierung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **39**(ii): 1–221.

SAX, K. 1930. Chromosome structure and the mechanism of crossing-over. Journ. Arnold Arboratum **11**: 193–220.

——— 1936. The cytological analysis of species hybrids. Bot. Rev. **1**: 100–117.

——— 1937. Effect of variation in temperature on nuclear and cell division in *Tradescantia*. Am. Journ. Bot. **24**: 218–225.

SAX, K. and MATHER, K. 1939. An X-ray analysis of progressive chromosome splitting. Journ. Genet. **37**: 483–490.

SEILER, J. 1925. Ergebnisse aus der Kreuzung von Schmetterlingen mit verschiedener Chromosomenzahl. Arch. Jul. Klaus-Stift. **1**: 63–117.

SKOVSTED, A. 1935. Cytological studies in cotton. III. A hybrid between *Gossypium Davidsonii* KELL. and *G. Sturtii* F. MUELL. Journ. Genet. **30**: 397–405.

STERN, C. 1931. Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweis für die Morgannische Theorie der Faktorenaustausches. Biol. Zbl. **51**: 547–587.

Ueber die Univalentenelimination in den verschieden-chromosomigen Nachkommen des pentaploiden *Triticum*-Bastards[1]

Von H. KIHARA und S. MATSUMURA

Hierzu 1 Textabbildung und 6 Tabellen

(Eingegangen am 20. April 1942)

Einleitung

Wie schon wiederholt erwähnt wurde, treten in den pentaploiden *Triticum*-Bastarden zwischen Emmer- und Dinkelreihen 14 Bivalente und 7 Univalente auf. Die ersteren führen normale Reduktions- bzw. Aequationsteilung in der heterotypischen bzw. homöotypischen Kernteilung aus. Die Univalenten werden in der Regel in der I. Anaphase längsgeteilt. Die so entstandenen Spalthälften werden in der II. Reifungsteilung ohne weitere Längsteilung auf die beiden Pole verteilt. Die Verteilungsweise der 7 Univalenten findet, wenn man annimmt, dass sie dem Zufall folgt und von einer Elimination absieht, ihren Ausdruck in der binomialen Formel $(0.5+0.5)^7$.

TABELLE 1. Frequenz der Mikrosporen mit 0–4 Zwergkernen bei pentaploiden Bastarden (nach KIHARA, 1924)

Bastarde	Zahl der Zwergkerne 0	1	2	3	4	Summe
T. durum×*T. vulgare*	129	110	43	4	1	287
T. turgidum×*T. compactum*	100	74	11	3	0	188
T. polonicum×*T. Spelta*	216	120	26	2	0	364

Die Univalenten verzögern sich manchmal und gelangen in der Reifungsteilung nicht an die Pole. In der Tetradenbildung der Pollenmutterzellen bleiben sie als Zwergkerne zurück. Die Häufigkeit der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen wurde an den verschiedenen Bastarden bestimmt, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist (KIHARA, 1924).

---

(1) Contributions from the Laboratory of Genetics, Biological Institute, Department of Agriculture, Kyoto Imperial University, No. 131.

Die Prozentsätze der Elimination eines univalenten Chromosoms wurden nach der untenstehenden Formel von KIHARA (1931) berechnet (vgl. MATSUMURA, 1939a):

$$\text{Elimination}(\%) = \frac{\Sigma fx}{1/2 \times N \times n} \times 100$$

x=Anzahl der Zwergkerne (0–4), f=Frequenz,
Σfx=Gesamtzahl der Zwergkerne,
N=Σf=Gesamtzahl der beobachteten Mikrosporen,
n=Anzahl der Univalenten (7).

Die sich hieraus ergebenden Prozentsätze sind für die Bastarde in der Tabelle 1 wie folgt:

T. durum × *T. vulgare*	21.10%
T. turgidum × *T. compactum*	15.96%
T. polonicum × *T. Spelta*	13.97%

Die Intensität dieser Univalentenelimination hängt wohl von der Art der elterlichen Pflanzen ab, die bei der Kreuzung gebraucht worden sind (vgl. KIHARA u. MATSUMURA, 1940).

WATKINS (1924, 1925) hat aus der Zählung der in verschiedenen Stadien der Meiosis ausserhalb der Pole bleibenden Univalenten geschlossen, dass ihre Elimination in den weiblichen und männlichen Gonotokonten der Verbindung *T. turgidum*×*T. vulgare* gleichen Grades war. Die Univalentenelimination beträgt auch nach seiner Beobachtung in den Pollentetraden 30.8% bei $17_{II}+4_{I}$ und 57.1% bei $14_{II}+3_{I}$.

KIHARA (1924) beobachtete in den Tetraden eine 21%ige Elimination bei $20_{II}+1_{I}$ in der Verbindung *T. polonicum*×*T. Spelta* und eine 51%ige bei $14_{II}+1_{I}$ in der Verbindung *T. durum*×*T. vulgare*.

In dieser Mitteilung berücksichtigten wir die Univalentenelimination in den Tetraden bei den 28- bis 42-chromosomigen Nachkommen des Bartards *T. polonicum*×*T. Spelta*.

Material und Methode

Die für die gegenwärtige Untersuchung benutzte Dinkelart war *Triticum Spelta* L. var. *Duhamelianum* KÖRN.; *T. polonicum* L. var. *vestitum* KÖRN. war das Emmerelter. Beide Arten werden in unserem Institut in reinen Linien gezogen, die von Anfang an das Material bei den von KIHARA (1924) eingeleiteten Studien über die pentaploiden Bastarde geliefert haben.

Die F_2-Pflanzen dürfen nicht benutzt werden, wo die von beiden Eltern gelieferten 14 A- und B-Chromosomenpaare bei den fertilen

Chromosomenkombinationen in verschiedener Rekombination vorkommen. Vielmehr sind die Rückkreuzungen des Bastards zu beiden Eltern zu verwenden, wo alle Pflanzen zu den fertilen Kombinationen gehören. Die Rückkreuzung $F_1 \times$ *T. polonicum* ergibt 28- bis 35-chromosomige Pflanzen $[14_{II}+(0-7)_I]$, während die Pflanzen der Kreuzung $F_1 \times$ *T. Spelta* 35 bis 42 Chromosomen $[(14-21)_{II}+(7-0)_I]$ haben.

Bei den Rückkreuzungen des Jahres 1940 hat MATSUMURA (1940) die Chromosomenzahlen in den Wurzelspitzen bestimmt. Für die Untersuchung der Pollentetraden wurden Schmierpräparate von Essigkarmin benutzt. Beim Zusatzversuch vom Jahre 1934 wurden einige F_2-Pflanzen mit der fertilen Chromosomenkombination verwandt. Die Bestimmung der Chromosomenzahlen der Pollenmutterzellen und die Beobachtung der Pollentetraden wurden mit Dauerpräparaten ausgeführt (vgl. MATSUMURA, 1936a).

Konstant 40-chromosomige Zwerge mit steriler Chromosomenkombination sind in der Nachkommenschaft des Bastards *T. polonicum* × *T. Spelta* aufgetreten (KIHARA, 1924). Ihnen fehlt ein Paar Chromosomen des Dinkelgenoms. Wir wollen diese Dinkelchromosomen mit dem Buchstaben, a, b, c, d, e, f und g bezeichnen. Bis jetzt wurden sechserlei verschiedene 40-chromosomige Zwerge gefunden (MATSUMURA, im Druck). Sie werden, je nach dem ihnen fehlenden Dinkelchromosom, g-, f-, e-, d-, c- und b-Zwerg genannt. Bei den 41-chromosomigen Bastarden zwischen den 40-chromosomigen Zwergen und *T. Spelta* wurden im Jahre 1941 auch die Zwergkerne in den Pollentetraden beobachtet, indem man Schmierpräparate von Essigkarmin benutzte.

Ergebnisse

Bei den beiden Eltern, dem F_1-Bastard und den 28- bis 42-chromosomigen Pflanzen der Rückkreuzungen im Jahre 1940 wurden je 100 Pollentetraden (=400 Mikrosporen) untersucht. Tabelle 2 bringt die Häufigkeit der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen bei diesen Pflanzen. Die Prozentsätze der Elimination eines Univalenten wurden nach KIHARAS Formel, die hier in der Einleitung dargelegt ist, berechnet.

Sehr selten wurden einige Mikrosporen mit einem unerwarteten Zwergkern bei *T. Spelta* sowie 28- und 42-chromosomigen Pflanzen beobachtet. Bei einigen Pflanzen mit $20_{II}+1_I$ traten auch Mikrosporen mit zwei Zwergkernen auf. Diese Ausnahmefälle wurden hier bei der Berechnung der Elimination nicht berücksichtigt. Manchmal wurden Hauptkerne mit unregelmässigen Formen beobachtet (Abb. 1a), was darauf zurückzuführen sein dürfte, dass einige Univalente verspätet an die Pole gelangten. Diesen Fall können wir nicht als Univalentenelimination be-

TABELLE 2. Frequenz der Mikrosporen mit 0–3 Zwergkernen bei 28- bis 42-chromosomigen Pflanzen in der Rückkreuzung

Individuum-Nr.	Chromosomenzahl	Zahl der Zwergkerne 0	1	2	3	Univalenten-elimination (%)	Durchschnitt d. Univ.-Elim.
T. polonicum	28	400	0	0	0	0.00	0.00
F_1×*T. polonicum*– 5	28	400	0	0	0	0.00	
" –17	"	399	1*	0	0	0.00	0.00
" –11	29	364	36	0	0	18.00	
" –66	"	364	36	0	0	18.00	
" –81	"	364	36	0	0	18.00	17.50
" –88	"	360	40	0	0	20.00	
" –90	"	373	27	0	0	13.50	
" – 6	30	304	96	0	0	24.00	
" – 8	"	315	83	2	0	21.75	22.87
" – 3	31	265	129	6	0	23.50	
" – 9	"	282	114	4	0	20.33	21.91
" –38**	32	242	150	8	0	20.75	
" –49	"	228	150	21	1	24.37	22.56
T. polonicum×F_1– 6	33	251	133	15	1	16.60	
" – 7	"	243	145	12	0	16.90	16.75
F_1×*T. polonicum*–34	34	228	161	11	0	15.25	
" –42	"	211	167	21	1	17.66	16.45
T. polonicum×*T. Spelta*–F_1	35	225	156	18	1	13.92	13.92
T. Spelta×F_1– 2**	35	224	152	22	2	14.42	
" –10	"	215	157	27	1	15.28	14.85
" –16	36	223	167	10	0	15.58	
" –24	"	219	163	18	0	16.58	16.08
F_1×*T. Spelta*–17	37	264	132	4	0	14.00	
" –42**	"	267	129	4	0	13.70	13.85
T. Spelta×F_1–14	38	277	116	7	0	16.25	
" –22	"	267	121	12	0	18.12	17.18
F_1×*T. Spelta*–11	39	318	81	1	0	13.83	
" –36	"	309	87	4	0	15.83	14.33
" –58	40	336	63	1	0	16.25	
T. Spelta×F_1–19	"	328	70	2	0	18.50	17.37
" – 4	41	383	17	0	0	8.50	
" – 7	"	384	16	0	0	8.00	
" –17	"	363	36	1*	0	18.04	
" –18	"	366	34	0	0	17.00	
" –26	"	372	28	0	0	14.00	16.27
" –31	"	354	46	0	0	23.00	
" –41	"	371	28	1*	0	14.03	
" –46**	"	347	51	2*	0	25.62	
" –51**	"	373	25	2*	0	12.56	
" –53	"	356	44	2*	0	22.00	
" – 3	42	394	6*	0	0	0.00	
" – 5	"	396	4*	0	0	0.00	0.00
T. Spelta	42	395	5*	0	0	0.00	0.00

* Mikrosporen mit unerwarteten Zwergkernen, die bei der Berechnung der Elimination nicht berücksichtigt wurden (z.B. Abb. 1 b).

** Pflanze sehr häufig mit einer kleinen überzähligen Mikrospore (vgl. Abb. 1 e).

trachten. Selten fand sich ein Univalentes durch die Bildung der Zellwand in den benachbarten Mikrosporen entzweigebrochen (Abb. 1 c, d). Dies wurde in der Tabelle 2 als Elimination eines Chromosoms berechnet.

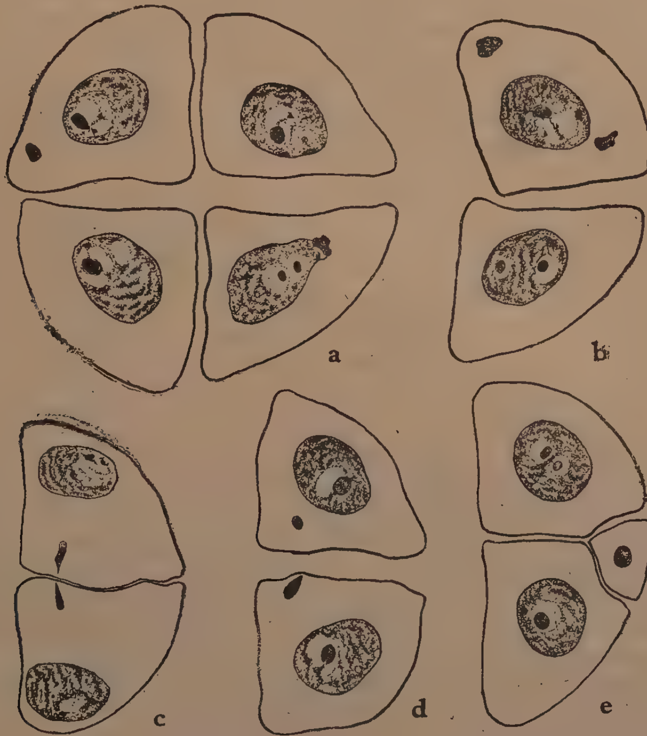


Abb. 1. Mikrosporen bei 29- und 41-chromosomigen Pflanzen. Vergr. *ca.* 2000.
a. Ein Pollentetrad, in dem eine Mikrospore einen unregelmässig geformten Kern hat, bei 29-chromosomiger F_2-Pflanze (Nr. 435). b. Eine Mikrospore mit zwei unerwarteten Zwergkernen bei derselben Pflanze. c, d. Ein Univalentes ist durch die Bildung der Zellwand in den benachbarten Mikrosporen beim Bastard f-Zwerg (Typ-2)× *T. Spelta* entzweigebrochen. e. Ein Pollendyad mit einer überzähligen kleinen Mikrospore bei einer 41-chromosomigen Pflanze (*T. Spelta*×F_1–46).

Bei F_1×*T. polonicum*-38 ($2n$=32), *T. Spelta*×F_1-2 ($2n$=35), F_1×*T. Spelta*-42 ($2n$=37), *T. Spelta*×F_1-46 und -51 ($2n$=41) traten manchmal Pollentetraden mit einer überzähligen kleinen Mikrospore auf. Die überzählige Mikrospore hatte sehr häufig einen Zwergkern, bei dem wir an eine Univalentenelimination in der nächst benachbarten Mikrospore dachten (Abb. 1 e). Ob die Bildung dieser überzähligen Mikrospore auf der Elimination eines bestimmten Chromosoms des Dinkelgenoms beruht, können wir auf Grund allein dieser Ergebnisse nicht mit Sicherheit sagen.

Im grossen und ganzen war die Elimination in der Verminderungsgruppe (F_1×*T. polonicum*) höher als die der Pflanzen in der Vermeh-

rungsgruppe ($F_1 \times$ *T. Spelta*). Die (30–32)-chromosomigen Pflanzen mit 2–4 Univalenten zeigten die höchste Elimination. Der Eliminationsprozentsatz von einem Univalenten betrug 13.50–20.00% bei den 29-chromosomigen Pflanzen und 8.00–25.62% bei den 41-chromosomigen. Dieses Schwanken des Eliminationsgrades muss auf die Verschiedenheit der 7 Univalenten des Dinkelgenoms zurückzuführen sein.

TABELLE 3. Frequenz der Mikrosporen mit 0-1 Zwergkern bei Bastarden zwischen 40-chromosomigen Zwergen und *T. Spelta*

Bastarde	Zahl der Zwergkerne 0	1	Zahl d. untersuchten Pollentetraden	Univalentenelimination (%)
b-Zwerg (Typ-4) × *T. Spelta*	353	47	100	23.50*
c-Zwerg (Typ-11) × "	384	16	100	8.00
d-Zwerg (d-Zw.) × "	380	20	100	10.00
" (Typ-3) × "	376	24	100	12.00
e-Zwerg (e-Zw.) × "	362	38	100	19.00
" (Typ-9) × "	364	36	100	18.00
f-Zwerg (Typ-1) × "	336	64	100	32.00*
" (Typ-2) × "	163	37	50	37.00*
" (Typ-6) × "	179	21	50	21.00
g-Zwerg (Typ-5) × "	340	60	100**	30.00

* Bei diesen Pflanzen war manchmal ein Univalentes durch die Zellwandbildung in den benachbarten Mikrosporen entzweigebrochen (vgl. Abb. 1 c, d).

** Ausser diesen wurde ein Pollentetrad beobachtet, in dem eine Mikrospore unerwartet zwei Zwergkerne hatte (vgl. Abb. 1 b).

Um die Elimination der verschiedenen Dinkelchromosomen zu erkennen, wurden die Zwergkerne in je 100 (od. 50) Pollentetraden bei den 41-chromosomigen Bastarden zwischen den b-, c-, d-, e-, f- und g-Zwergen und *T. Spelta* im Jahre 1941 untersucht (Tab. 3). Bei den Bastarden f-Zwerg (Typ-1) und f-Zwerg (Typ-2) × *T. Spelta* traten manchmal die benachbarten Mikrosporen mit einem durch die Zellwandbildung entzweigebrochenen Univalenten oder mit je einem sehr kleinen Zwergkern auf, welcher auf der Teilung eines Chromosoms beruhen müsste. Diese Erscheinungen, die den Prozentsatz der Univalentenelimination etwas erhöhen möchten, wurden in seltenen Fällen auch beim Bastard b-Zwerg × *T. Spelta* beobachtet. Aus der Tabelle 3 geht aber hervor, dass die f- und g-Dinkelchromosomen die höchste Elimination zeigen, während die Elimination der c- und d-Chromosomen am niedrigsten ist.

Aus Tabelle 4 sind die Ergebnisse bei den F_2-Pflanzen des Jahres 1934 mit den fertilen Chromosomenkombinationen zu ersehen. Auch in F_2 war die Elimination bei den 30- und 31-chromosomigen Pflanzen am höchsten.

TABELLE 4. Frequenz der Mikrosporen mit 0–3 Zwergkernen bei verschiedenchromosomigen F_2-Pflanzen

Individuum-Nr.	Chromosomenzahl	Zahl der Zwergkerne				Summe	Univalentenelimination (%)
		0	1	2	3		
435	$14_{II}+1_I$	902	97	1*	0	1000	19.80
199	$14_{II}+2_I$	805	188	7	0	1000	20.20
202	$14_{II}+3_I$	652	312	35	1	1000	25.66
247	”	376	117	7	0	500	17.46
120	$14_{II}+4_I$	733	238	29	0	1000	14.80
246	$14_{II}+5_I$	709	254	36	1	1000	13.16
F_1	$14_{II}+7_I$	594	361	43	2	1000	12.94
670	$16_{II}+5_I$	602	352	46	0	1000	17.76
225	$17_{II}+4_I$	650	312	37	1	1000	19.45
106	$18_{II}+3_I$	844	152	4	0	1000	10.66

* Unerwartet.

Der F_1-Bastard zeigte im Jahre 1934 eine 12.94%ige Elimination. Die hier erzielte Zahl stimmt im grossen und ganzen mit der bei dem F_1-Bastard von KIHARA (1924) (13.97%) sowie im Jahre 1940 (13.92%) erhaltenen überein.

Diskussion

Die Häufigkeit der Univalentenelimination hängt deutlich von der Art der Bastardkombination ab. In der Verbindung *T. durum*×*T. vulgare* ist z.B. die Elimination deutlich stärker als in der Verbindung *T. polonicum*×*T. Spelta* (KIHARA, 1924; KIHARA u. MATSUMURA, 1940). Auf Grund des häufigen Auftretens von Zwergkernen in der Tetradenbildung der Reifungsteilung zeigte der erstgenannte Bastard eine 21.10%ige Elimination (KIHARA, 1924), der letztere dagegen nur eine 13.38%ige (Tab. 6).

Weil die Aequationskreuzungen F_1 ♀ ×Emmer ♂ bzw. F_1 ♀ ×Dinkel ♂ 28- bis 35-chromosomige Pflanzen bzw. 35- bis 42-chromosomige ergeben, wird die Häufigkeit der 14- bis 21-chromosomigen Eizellen indirekt bestimmt. Beim Bastard *T. polonicum*×*T. Spelta* stellten wir aus der Befruchtung von 14- bzw. 21-chromosomigen Eizellen 50 (3.53%) bzw. 10 (0.70%) Nachkommen unter 1414 bestäubten Blütchen (nach der Summierung der Ergebnisse von KIHARA, WAKAKUWA u. YAMAMOTO, 1933; KIHARA u. WAKAKUWA, 1935 und MATSUMURA, 1940) fest. Danach ist das Verhältnis 5:1. Die entsprechenden Zahlen waren beim Bastard *T. durum*×*T. vulgare* 62 (5.06%) bzw. 4 (0.32%) unter 1225 bestäubten Blütchen (Summierung der Resultate von KIHARA, WAKAKUWA u. YAMA-

MOTO, 1933 und MATSUMURA, 1939b). Demnach ergibt sich das Verhältnis 15.5:1.

Bei der Annahme einer 10%igen Univalentenelimination im Durchschnitt $[(0.55+0.45)^7]$ müsste der Prozentsatz der 14- bzw. 21-chromosomigen Eizellen 1.52% bzw. 0.37% ausmachen. Das Verhältnis ist demnach *ca.* 4:1. Der entsprechende Prozentsatz bei 15%iger Elimination $[(0.575+0.425)^7]$ beträgt 2.08% bzw. 0.25% (im Verhältnis *ca.* 8:1). Aus der Formel $(0.6+0.4)^7$ (20%ige Elimination) werden 2.80% bzw. 0.16% abgeleitet (im Verhältnis 17.5:1). Das verschiedene Verhältnis der 14- und 21-chromosomigen Eizellen ist in erster Linie auf eine Univalentenelimination der verschiedenen Bastardkombinationen zurückzuführen. In der aus den theoretisch aufgestellten Formeln abgeleiteten Zahlenreihe haben aber 14- und 21-chromosomige Eizellen bedeutend weniger Vertreter, als in Wirklichkeit beobachtet wurde (vgl. MATSUMURA, 1939b). Daraus ergibt sich die Flachheit der Verteilungskurve der verschiedenchromosomigen Eizellen auf Grund der Aequationskreuzungen. Um diese Besonderheit zu erklären, nehmen wir an, dass die Univalenten nicht rein zufallsmässig, sondern zum Teil gruppenweise, d.h. mehrere zusammen, nach den Polen hin verteilt (KIHARA u. MATSUMURA, 1940), auftreten. Nur durch diese Annahme können wir aber die Flachheit noch nicht vollständig erklären. Dass die Pflanzen mit unvollständigen Dinkelchromosomen, besonders 2–4 Univalenten, eine höhere Elimination in Tabelle 2 und 4 zeigen, dürfte einen Hinweis bieten zur Erklärung dieser Flachheit.

Die Eliminationsintensität ist ebenfalls je nach der Art der univalenten Chromosomen verschieden. Bei den 29- und 41-chromosomigen Pflanzen müssen theoretisch 7 verschiedene Pflanzen mit je einem Univalenten unter 7 Dinkelchromosomen (a, b, c, d, e, f und g) auftreten. Der Eliminationsprozentsatz eines Univalenten beträgt 13.50–20.00% bei den 29-chromosomigen Pflanzen und 8.00–25.62% bei den 41-chromosomigen (Tab. 2). Aus Tabelle 3 geht auch die Tatsache als selbstverständlich hervor, dass die b-g Chromosomen eine verschiedene Eliminationsintensität besitzen. Es zeigen nämlich die f- und g-Chromosomen die höchste Elimination, während die Elimination der c- und d-Chromosomen am niedrigsten ist. Bei dem f-Chromosom ist die Elimination 21.00–37.00%ig und bei dem g-Chromosom 30.00%ig. NISHIYAMA (1928) beobachtete bereits eine 46%ige Elimination bei dem g-Chromosom des Dinkelgenoms und eine 42%ige bei dem f-Chromosom auf Grund der Aequationskreuzungen $20_{II}+1_I \times 20_{II}$ oder *T. Spelta*. Der Unterschied zwischen den von NISHIYAMA und von uns erhaltenen Ergebnissen dürfte auf der Verschiedenheit der Versuchsmethoden beruhen.

Im grossen und ganzen war die Elimination in der Verminderungsgruppe höher als in der Vermehrungsgruppe(1). Die erstere Gruppe hat

(1) WATKINS und CORY (1931) berechneten bei den genetischen Untersuchungen des Bastards *T. turgidum* × *T. vulgare* eine 50%ige bzw. 33%ige Univalentenelimination in der Verminderungsgruppe bzw. der Vermehrungsgruppe.

ausser 4 vollständigen Genomen (AABB) ein unvollkommenes D-Genom, während in der letzteren ferner ein ganzes D-Genom vorhanden ist. Die höhere Elimination der Univalenten in der Verminderungsgruppe dürfte darauf beruhen, dass das Verhältnis der Anzahl der vollständigen Genome gegenüber der Anzahl der Univalenten in dieser Gruppe kleiner ist.

Es steht dies in Einklang mit der Tatsache, dass die Pflanzen der Verminderungsgruppe im Laufe der Generation in ziemlicher Eile zu der tetraploiden Chromosomenformel revertieren, während die Pflanzen der Vermehrungsgruppe langsam zu der hexaploiden Formel zurückkehren (KIHARA, 1924; MORIYA, 1932; MATSUMURA, 1937).

Zunächst wollen wir nur beim F_1-Bastard die Beziehung zwischen der Intensität der Univalentenelimination und der Häufigkeit der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen in Betracht ziehen. Nimmt man durchschnittlich eine 20%ige Elimination jedes univalenten Chromosoms an, so muss die Häufigkeit der Zellen (Dyaden) in der II. Telophase der Reifungsteilung mit 0–7 Zwergkernen (e_0, e_1, e_2, ... e_7) aus der binomialen Formel $(0.8+0.2)^7$ gewonnen werden. Es kommen somit vor:

$$\underset{e_0}{(0.8)^7} + \underset{e_1}{7(0.8)^6(0.2)} + \underset{e_2}{21(0.8)^5(0.2)^2} + \underset{e_3}{35(0.8)^4(0.2)^3} + \underset{e_4}{35(0.8)^3(0.2)^4} +$$

$$\underset{e_5}{21(0.8)^2(0.2)^5} + \underset{e_6}{7(0.8)(0.2)^6} + \underset{e_7}{(0.2)^7}$$

Namentlich beträgt die Häufigkeit der Zellen ohne Zwergkerne bzw. mit 7 Zwergkernen 20.97152% $[=(0.8)^7]$ bzw. 0.00128% $[=(0.2)^7]$. Bei der Tetradenbildung treten im ersteren Fall 2 Tochtermikrosporen ohne Univalentenelimination (Zwergkern) auf. Im letzteren findet die Verteilungsweise der 7 Zwergkerne, die, wie es der Zufall gibt, auf die beiden

TABELLE 5. Theoretische Häufigkeit der Mikrosporen mit 0–7 Zwergkernen bei einer Pflanze mit 7 Univalenten in je 20%iger Elimination

Zahl d. Zwerg-kerne	e_0	e_1	e_2	e_3	e_4	e_5	e_6	e_7	Summe
0	0.2097152	0.1835008	0.0688128	0.0143360	0.0017920	0.0001344	0.0000056	0.0000001	0.4782969 $=k_0$
1		0.1835008	0.1376256	0.0430080	0.0071680	0.0006720	0.0000336	0.0000007	0.3720087 $=k_1$
2			0.0688128	0.0430080	0.0107520	0.0013440	0.0000840	0.0000021	0.[illegible]240029 $=k_2$
3				0.0143360	0.0071680	0.0013440	0.0001120	0.0000035	0.0229635 $=k_3$
4					0.0017920	0.0006720	0.0000840	0.0000035	0.0025515 $=k_4$
5						0.000[illegible]344	0.0000336	0.0000021	0.0001701 $=k_5$
6							0.0000056	0.0000007	0.0000063 $=k_6$
7								0.000000	0.0000001 $=k_7$
	0.2097152	0.3670016	0.2752512	0.1146880	0.0286720	0.0043008	0.0003584	0.0000128	1.0000000

Tochtermikrosporen verteilt werden, ihren Ausdruck in der binomialen Formel $(0.5+0.5)^7$. Tabelle 5 bringt die Einzelheiten dieser Berechnung. Aus der Tabelle ersieht man sofort folgendes: der Prozentsatz der Mikrosporen mit 0–7 Zwergkernen (k_0, k_1, k_2, ... k_7) beträgt *ca.* 47.82%, 37.20% usw.(1)

Wenn $p(=1-q)$ die Intensität der Elimination eines Univalenten ist, n die Zahl der Univalenten, so wird im allgemeinen die Häufigkeit der Zellen in der II. Telophase mit 0–n Zwergkernen (e_0, e_1, e_2, ... e_n) an Hand der binomialen Formel $(q+p)^n$ gewonnen. Demnach ist die Häufigkeit der Mikrosporen ohne Univalentenelimination (k_0):

$$k_0 = q^n + {}_nC_1 q^{n-1} p(1/2) + {}_nC_2 q^{n-2} p^2 (1/2)^2 + \cdots + {}_nC_{n-1} q p^{n-1} (1/2)^{n-1} + p^n (1/2)^n$$

$$= \sum_{r=0}^{n} {}_nC_r q^{n-r} (p/2)^r = (q+p/2)^n \text{ od. } (1-p/2)^n$$

und für diejenige mit 1, 2, ... Zwergkernen ergibt sich:

$$k_1 = {}_nC_1 q^{n-1} p(1/2) + {}_nC_2 q^{n-2} p^2 \cdot {}_2C_1 (1/2)^2 + \cdots + {}_nC_{n-1} q p^{n-1} \cdot {}_{n-1}C_1 (1/2)^{n-1} + p^n \cdot {}_nC_1 (1/2)^n$$

$$= \sum_{r=1}^{n} \{ {}_nC_r q^{n-r} (p/2)^r \cdot {}_rC_1 \} = \sum_{r=1}^{n} r \frac{n(n-1)\cdots(n-r+1)}{r!} q^{n-r} (p/2)^r$$

$$= n(p/2) \sum_{r=1}^{n} \frac{(n-1)\cdots(n-r+1)}{(r-1)!} q^{n-r} (p/2)^{r-1} = {}_nC_1 (p/2) \sum_{r=1}^{n} {}_{n-1}C_{r-1} q^{n-r} (p/2)^{r-1}$$

$$= {}_nC_1 (q+p/2)^{n-1} (p/2) \text{ od. } {}_nC_1 (1-p/2)^{n-1} (p/2),$$

ebenso

$$k_2 = \sum_{r=2}^{n} \{ {}_nC_r q^{n-r} (p/2)^r \cdot {}_rC_2 \} = {}_nC_2 (p/2)^2 \sum_{r=2}^{n} {}_{n-2}C_{r-2} q^{n-r} (p/2)^{r-2}$$

$$= {}_nC_2 (q+p/2)^{n-2} (p/2)^2 \text{ od. } {}_nC_2 (1-p/2)^{n-2} (p/2)^2.$$

Im allgemeinen erhalten wir also für diejenige mit r Zwergkernen:

$$k_r = {}_nC_r (q+p/2)^{n-r} (p/2)^r \text{ od. } {}_nC_r (1-p/2)^{n-r} (p/2)^r.$$

Es beträgt somit die Gesamtanzahl der Mikrosporen mit 0–n Zwergkernen $k_0+k_1+k_2+\ldots+k_n$; nämlich

$$k_0+k_1+k_2+\cdots\cdots+k_n = (q+p/2)^n + {}_nC_1 (q+p/2)^{n-1} (p/2) + {}_nC_2 (q+p/2)^{n-2} (p/2)^2 + \cdots$$
$$+ {}_nC_r (q+p/2)^{n-r} (p/2)^r + \cdots\cdots + (p/2)^n$$
$$= \sum_{r=0}^{n} {}_nC_r (q+p/2)^{n-r} (p/2)^r = \{(q+p/2)+(p/2)\}^n \text{ od. }$$
$$\{(1-p/2)+p/2\}^n = 1$$

(1) Diese Zahlenreihen werden aus der binomialen Formel $(0.9+0.1)^7$ gewonnen.

Demnach findet die theoretische Häufigkeit der Mikrosporen mit 0–n Zwergkernen bei Pollentetraden ihren Ausdruck in der binomialen Formel $[(1-p/2)+p/2]^n$, wenn p die Intensität der Univalentenelimination darstellt.

Die in den beiden Versuchen von KIHARA (1924) (Tab. 1) und in denjenigen der Jahre 1934 (Tab. 4) und 1940 (Tab. 2) beim F_1-Bastard *T. polonicum*×*T. Spelta* erhaltenen Resultate sind in Tabelle 6 gemeinsam

TABELLE 6. Frequenz der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen beim Bastard *T. polonicum*×*T. Spelta*

Jahr	Zahl der Zwergkerne					Summe	Univalenten-elimination (%)
	0	1	2	3	4		
1924	216	120	26	2	0	364	13.97
1934	594	361	43	2	0	1000	12.94
1940	225	156	18	1	0	400	13.92
Summe	1035	637	87	5	0	1764	13.38
%	58.67	36.11	4.93	0.29	0	100	(13.38)
Theoretisch	61.54	30.94	6.66	0.80	0.06	100	(13.4)

wiedergegeben. Der Prozentsatz der Univalentenelimination beträgt nach KIHARAS Formel 13.4%. Aus den oben beschriebenen Formeln mit $p=0.134$ werden theoretisch k_0, k_1, ... berechnet, nämlich:

$k_0=0.6154$, $k_1=0.3094$, $k_2=0.0666$, $k_3=0.0080$, $k_4=0.0006$, $k_5=0.0000$, ...

Diese theoretischen Zahlen stimmen mit den gefundenen gut überein.

Auch die Befunde beim Bastard *T. durum*×*T. vulgare* (Tab. 1) stehen in Einklang mit den theoretischen Zahlen, die aus $p=0.211$ berechnet werden.

Kurz zusammenfassend ergibt sich durch Beobachtung der Häufigkeit der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen in der Tetradenbildung der PMZ für uns leicht die Erkenntnis, dass die Univalenten des pentaploiden *Triticum*-Bastards rein zufallsmässig nach den Polen in der II. Reifungsteilung verteilt werden. Die, verglichen mit der theoretischen Häufigkeit, ausgesprochene Flachheit der Verteilungskurve der in den Aequationskreuzungen gefundenen verschiedenchromosomigen Eizellen erklärt sich aber nicht völlig nur durch diese an den Zwergkernen gemachte Beobachtung.

Diese Forschung wurde auf Kosten der Ausgaben des Unterrichtsministeriums für wissenschaftliche Forschung ausgeführt.

Zitierte Literatur

KIHARA, H. 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B. **1**.

KIHARA, H. 1931. Studeis on chromosome-numbers of plants. Einleitung zu "A list of chromosome-numbers of plants cultivated in Japan" by H. KIHARA, Y. YAMAMOTO and S. HOSONO. Tokyo.

——— und MATSUMURA, S. 1940. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. XII. Japan. Journ. Bot. **11.**

——— und WAKAKUWA, Sh. 1935. *Idem.* IV. *Ibid.* **7.**

———, ——— und YAMAMOTO, Y. 1933. *Idem.* III. *Ibid.* **6.**

MATSUMURA, S. 1936a. *Idem.* V. *Ibid.* **8.**

——— 1936b. *Idem.* VII. *Ibid.* **8.**

——— 1937. Zwei unerwartete 36-chromosomige Pflanzen in der Rückkreuzung *T. polonicum* × (*T. polonicum* × *T. Spelta*). Cytologia FUJII-Jubiläumsband.

——— 1939a. 20jährige zytogenetische Untersuchung des pentaploiden Weizenbastards zwischen Emmer- und Dinkelreihen. Züchter **11.**

——— 1939b. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. IX. Japan. Journ. Bot. **9.**

——— 1940. *Idem.* XI. *Ibid.* **11.**

——— (im Druck). Konstant 40-chromosomige Zwergpflanzen in der Nachkommenschaft der pentaploiden *Triticum*-Bastarde. Congr. Japan. Assoc. Adv. Sci. 1941.

MORIYA, M. 1932. Chromosomenzahlen und Fertilitätsverhältnisse in der Nachkommenschaft eines hypopentaploiden *Triticum*-Bastardes mit 34 somatischen Chromosomen. Japan. Journ. Gen. **8.**

NISHIYAMA, I. 1928. On hybrids between *Triticum spelta* and two dwarf wheat plants with 40 somatic chromosomes. Bot. Mag. **42.**

WATKINS, A. E. 1924. Genetic and cytological studies in wheat. I. Journ. Gen. **14.**

——— and CORY, F. M. 1931. *Idem.* V. *Ibid.* **25.**

Über die Entstehungsbedingungen der Luftknöllchen von *Dioscorea batatas* und ihre charakteristische Ruheperiode

Von H. NAKANO und S. KINOSHITA

Hierzu 12 Textfiguren

(Eingegangen am 17. Mai, 1942)

Einleitung

In seiner in 1910 veröffentlichten Arbeit[1] bemerkte schon NAKANO, ein Autor der vorliegenden Arbeit, einerseits eine merkwürdige vivipare Keimung der Luftknöllchen von *Dioscorea batatas,* anderseits ihre feste Ruheperiode. Diese beiden Erscheinungen schienen ihm damals zu kontradiktorisch und rätselhaft zu sein, um einige damals erhaltene Resultate über die Entstehungsbedingungen der genannten Körper zu veröffentlichen.

Die neuerdings wohl entwickelte Hormonlehre gab ihm aber Anregung das alte Problem wieder unter dem erneuten Gesichtspunkte zu erforschen. So fing in 1936 NAKANO selbst, von 1940 an mit KINOSHITA zusammen, die Untersuchungen an, deren Resultate die vorliegende Arbeit bilden.

Wir möchten hier die Besprechung über die Ruheperiode der Luftknöllchen vorangehen lassen.

Ruheperiode der Luftknöllchen von *Dioscorea batatas*

Die Ruheperiode dieser Luftknöllchen ist so fest, daß sie niemals nur unter Gabe von Wasser und passender Temperatur, manchmal Wurzelbildung ausgenommen, bis Ende Februar nächsten Jahres zum Austreiben kamen. Schon im März vermögen diese Organe aber ohne Zugabe von Wasser, passende Temperatur und Licht vorausgesetzt, selbst in Reservegläschen zu keimen.

Merkwürdigerweise keimen die Luftknöllchen von *Dioscorea batatas*

(1) Lebensgeschichte der Stengel-Bulbillen einiger Angiospermen. Journ. of Coll. Sc. Imp. Univ., Tokyo, **27,** Art. 4, 1910.

selbst im März sehr schwer im Licht, aber wohl gerne im Dunkeln, weshalb sie mit Recht zu einem Dunkelkeimer gerechnet werden können. Um diese Eigenschaft genauer zu analysieren haben wir sie im März einmal auf befeuchteten Sand in eine PETRIschale, ein andermal ohne Zugabe von Wasser in eine Glasröhre gelegt. Die beiden Knöllchen keimten nur, die Temperatur von etwa 20°C vorausgesetzt, im Dunkeln, aber nie im Lichte, wo sie früher oder später verfaulten (verg. Fig. 1, 2, 3 u. 4) Die Frage, was für eine Dunkelheit für ihre Keimung nötig ist, ist noch offen. Da



Fig. 1

Fig. 1. Die vom 20. Feb.—14. März im Lichte auf befeuchtetem Sande kultivierten Luftknöllchen.
Keine Wurzel- und Sproßentwicklung.

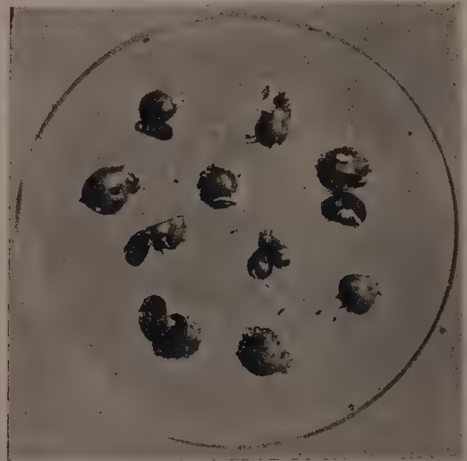


Fig. 2

Fig. 2. Die vom 20. Feb. bis 14. März im Dunkeln auf befeuchtetem Sande kultivierten Luftknöllchen.
Beachtenswert ist hier besonders das Knospenaustreiben.

wir aber manchmal die Keimung der Luftknöllchen im Schatten beobachten, so liegt der Schluß nahe, daß die Volldunkelheit dabei nicht immer benötigt ist.

Wurzelbildung kommt manchmal bei Feuchtkultur im Lichte meistens an der Schattenseite vor, ohne ein darauffolgendes Knospentreiben. Ähnlich verhalten sich in Vollruhe die mit Heteroauxin (0,1%) behandelten Knöllchen, die eine üppige Wurzelbildung aufwiesen (verg. Fig. 5.).

Wir sehen also, daß die Ruhe der Knospen im Gegensatz zu derselben der Wurzelanlage sehr fest ist, und nehmen an, daß eine Art Hemmstoff im Luftknöllchen in Vollruhe existiert, die die Knospenkeimung vollkommen hemmt, und daß dieser Stoff in Nachruhe leicht im Dunkeln, sehr schwer im Lichte gespalten wird. Ob ein solcher Stoff darin wirklich vorhanden ist, werden wir im nächsten Abschnitt beschreiben.

Nun fragt es sich, ob irgend ein Frühtreibmittel die Vollruhe der Luftknöllchen abbrechen kann. In 1910 erwiesen sich das MOLISCHsche Warmbad und das JOHANNSENsche Ätherverfahren darauf als ganz wirkungslos. Durch die Überprüfung haben wir auch keinen Einfluß des Warmbades auf die Vollruhe bestätigen können. Acetaldehydbegasung (3 Tage) und Kältebad (5°C oder darunter) wiesen auch keine frühtreibende Wirkung auf die Vollruhe auf. Das Acetaldehydbad ließ in 12 Stunden alle geprüften Knöllchen abtöten.

Nun versuchten wir mit 4 proz. Äthylendichloridlösung(1), indem wir die Knöllchen 1 M darin tauchen, dann 12–72 Stdn. lang in einem Glaszylinder betäuben ließen. Dieses Verfahren war auch für die Knöllchen in Vollruhe (Oktober–Dezember) wirkungslos, dagegen in Nachruhe (Februar) etwas beeinflußbar (1–2% der geprüften Knöllchen).

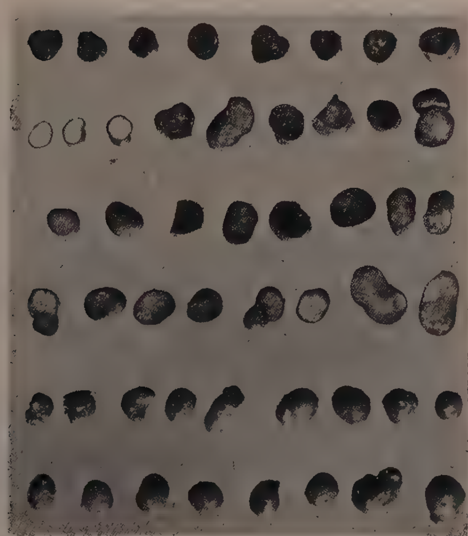


Fig. 3

Fig. 3. Die vom 27. Feb. bis 14. März in einer Glasröhre im Lichte gehaltenen Luftknöllchen. Man sieht da keine Spur von Wurzel- und Sproßbildung, sowohl bei intakten als auch bei geschnittenen Knöllchen.

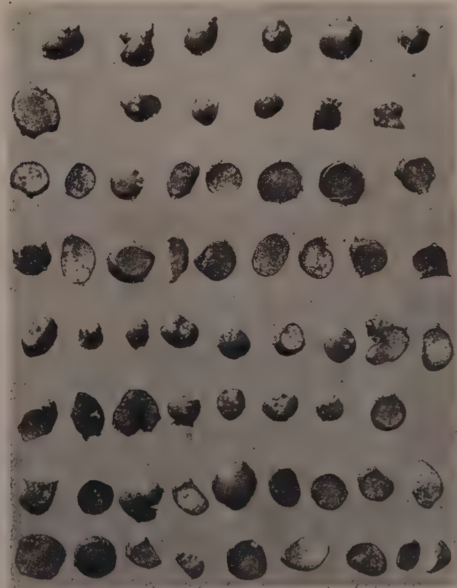


Fig. 4

Fig. 4. Die wie in Fig. 3. behandelten aber im Dunkeln g halten en Luftknöllchen. Man sieht eine etwas merklichere Sproßentwicklung bei den geschnittenen Knöllchen.

(1) F. E. DENNY, Second report on the use of chemical for hastening the sprouting of dormant potato-tubers. Amer. J. of Bot. 1926.

Aus den Untersuchungen von BORESCH[1], NIETHAMMER[2] und KAKESHITA[3] dürfen wir als die bei Ätherverfahren, Warmbad- und Kältemethode, Acetaldehydbegasung oder Äthylendichloridbehandlung gemeinschaftlich wirksamen Agentien, einige Atmungsprodukte bes. Acetaldehyd voraussetzen. Wie Aldehyd dabei wirksam ist, ist nicht klar. Nach F. W. WENT ist die durch Äthylen ausgelöste Senkung der Blätter auf die Wanderung des Auxins zurückzuführen. Im allgemeinen erkennt man kein Vorhandensein des Auxins in ruhenden Knospen, das gleiche auch bei unseren Knöllchen. So nehmen wir an, daß die intramolekulare Atmung auf dem Wege der Bildung irgend eines unvollständigen Atmungsproduktes den Hemmstoff beseitigt und damit das Freiwerden oder die Neubildung des Auxins fördert, um zuletzt die Ruhe abzubrechen.



Fig. 5. Die mit 0,1 proz. Heteroauxinlösung behandelten Luftknöllchen in Vollruhe. Man sieht die üppige Wurzelbildung, dagegen keine Spur von Sproßentwicklung.

Nun prüften wir nach BORESCH[4], ob Acetaldehydbildung bei der Knöllchenkeimung vor sich geht. Da unsere chemische Analyse aber ganz negativ ausfiel, so müssen wir dort andere keimungsfördernde Produkte annehmen.

Aus den Untersuchungen von HASSEBRAUK[5] erhellte sich die HCN-Begasung als ein gutes Frühtreibmittel. Wir behandelten am Anfang Februar die Luftknöllchen 6 Stunden mit 1, 4 und 8 prozentiger Blausäure. Die zwei letzteren Dosen, bes. die letzte erwies sich als ziemlich wirksam.

---

(1) K. BORESCH, Zur Biochemie der frühtreibenden Wirkung des Warmbades III. Bioch. Z. 1929. Bd. **202**. 180.

(2) A. NIETHAMMER, Fortlaufende Untersuchungen über den Chemismus der Angiospermensamen und die äußeren natürlichen wie künstlichen Keimungsfaktoren. Bioch. Z. 1928. **197**, S. 242.

(3) K. KAKESHITA, Studies on regeneration in *Bryophyllum calycinum*. Jap. Journ. of Bot. 1928. **4**, 27. 1930. **5**, 219.

(4) a.a.O.

(5) K. HASSEBRAUK, Über den Einfluss der Blausäure auf die Keimreife von Samen. Angew. Bot. 1928. **10**, 407.

1%-HCN war etwas fördernd, aber der Versuch mit dieser Konzentration in Vollruhe im November war ganz wirkungslos.

Erwähnenswert ist hier das von RUGE[1] vorgeschlagene keimungsfördernde System, also das durch die Wandlung von HCN zu HSCN auslösbare Keimungssystem. Um die diesbezügliche Frage bei unseren Knöllchen zu beantworten, prüften wir die ruhenden Knöllchen mit einer chemischen Analyse[2]. Da unsere Resultate völlig negativ ausfielen, so ist auch das RUGEsche keimungsfördernde System bei unseren Knöllchen nicht annehmbar.

Nun fragt es sich in welchem Teil eines Luftknöllchens der hypothetische Hemmstoff existiert. Die der Rinde entnommenen Knöllchen keimten ähnlich wie die intakten, so wurde die in den Samenschalen von *Cucumis melo*[3] beobachtete Lokalisation des Hemmstoffes bei unseren Knöllchen nicht gefunden.

Zweigeteilte Luftknöllchen keimten aber in Nachruhe etwas früher als die intakten. Im allgemeinen keimen die Luftknöllchen nicht auf einmal, so daß die erhaltenen Resultate dadurch sehr obskur gemacht werden. Jedoch dürfen wir aus den erhaltenen Resultaten betonen, daß die durch Zweiteilen veranlaßte Atmungssteigerung keimungsfördernd ist.

Über die Wirkung des 0,1%igen Heteroauxins war schon die Rede. Weiter versuchten wir im Februar mit 10^{-5} und 10^{-6} Heteroauxinlösung. Diese verdünnten Lösungen waren auch wie die oben genannten, auf das Knospentreiben im Gegensatze zur Wurzelbildung ohne Einfluß.

Aus dem oben Erwähnten möchten wir hier zusammenfassend schließen, daß die in Vollruhe eingetretenen Luftknöllchen von *Dioscorea batatas* nie durch irgend ein Frühtreibmittel zum Knospenaustreiben gebracht werden konnten. Unter der Vollruhe meine ich die Ruhephase der normal abgefallenen Luftknöllchen vom September bis zur Mitte Februar nächsten Jahres. Die Nachruhe derselben, also die Ruhe etwa nach der Mitte Februar, wird dagegen künstlich mehr oder weniger abgekürzt. Über die vivipare Keimung der Luftknöllchen, die auf die Vorruhe derselben hinweisen läßt, wird die Rede im nächsten Abschnitte sein.

Zur Unterstützung unserer Theorie werden wir im folgenden den von uns extrahierten Hemmstoff beschreiben.

---

(1) U. RUGE, Zur Physiologie der genuinen keimungshemmenden und beschleunigenden Stoffe von *Helianthus annuus*. Z.f.B. 1939.

(2) BERTRAND, Chimie biologique 1914.

(3) B. N. AXENTJEW, Über die Rolle der Schalen von Samen und Früchten, die bei der Keimung auf Licht reagieren. Beih. z.B.C. 1929.

Extrahieren eines Hemmstoffes aus ruhenden Luftknöllchen

Nach dem LARSENschen Verfahren(1) erhielten wir aus ruhenden Luftknöllchen einen wasserlöslichen und in sauren Äther übergehbaren Hemmstoff. Dieser Stoff wirkte deutlich keimungshemmend auf *Avena*-Samen und die Luftknöllchen in Nachruhe. Seine etwa 10 Stunden lange Einwirkung auf *Avena*-Koleoptile war ganz indifferent, woraus auf einen vom sog. Proauxin (=Auxinvorstufe) abweichenden Stoff zu schließen ist (vergl. Fig. 6 u. 7).



Fig. 6

Fig. 6. Die vom 18. bis 29. Feb. mit dem Hemmstoff behandelten, kultivierten Luftknöllchen. Viel wenigere Wurzel- und Sproßbildung als in Fig. 7.

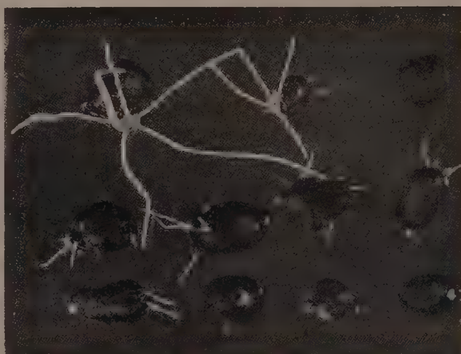


Fig. 7

Fig. 7. Die gleich lang wie in Fig. 6 mit Wasser behandelten, kultivierten Luftknöllchen. Viel stärkere Wurzel- besonders Sproßentwicklung.

Die beigefügten Abbildungen zeigen uns zur Genüge eine Keimungshemmung. Nach einigen Tagen keimten aber, wenn auch gering, die von Hemmstoff beeinflußten Samen und Knöllchen. Diese Tatsache ist sehr wahrscheinlich einerseits auf einen starken Stoffwechsel der genannten Organe, anderseits auf eine damit zusammenhängende Zerstörung des Hemmstoffes zurückzuführen.

Natürlich müßten diese Versuche im Dunkeln ausgeführt werden, weil die Lichtkultur, wie schon hervorgehoben wurde, einen starken Keimungsverzug, sogar Abtötung verursacht.

Bedingungen der Luftknöllchenbildung

Es soll hier kein altes Schriftum über die Bildungsbedingungen der Luftknöllchen, wie z.B. die von KNICHT, VÖCHTING usw. erwähnt werden,

(1) P. LARSEN, Über Hemmung des Streckungswachstums durch natürlich vorkommende ätherlösliche Stoffe. Planta, Bd. **30**, H. 2. 1939.

es genügt die von VÖCHTING[1] erhaltenen Resultate zu zitieren, nach denen mehrere Luftknöllchen sich auf den an der Basis der invers gestellten Kartoffelpflanze neugebildeten Zweigen entwickelten. VÖCHTING führt diese Erscheinung nur auf eine Schwerkraftwirkung zurück, ohne eine genauere Analyse zu geben.

Ganz zufälligerweise wurde auch 1939 von NAKANO beobachtet, daß die in inverse Lage gezwungene Stengelspitze von *Dioscorea batatas* sehr früh, etwa wie bei der oben genannten Kartoffelpflanze, zur Knöllchenbildung eilte. Unsere Kenntnis ist aber zu lückenhaft, um eine fundamentale Erklärung von derartigen (VÖCHTINGschen) Erscheinungen zu finden. Vom neueren Schriftum sei nur die Arbeit von DOSTAL u. HOSEK[2] erwähnt, nach welcher sich die mit Heteroauxin behandelte Blütenstandanlage am oberen Teil des Stengels zu Stolonen oder zu Knollen umbildet. In unserer Arbeit soll nun der innere Mechanismus der Luftknöllchenbildung klar gestellt werden.

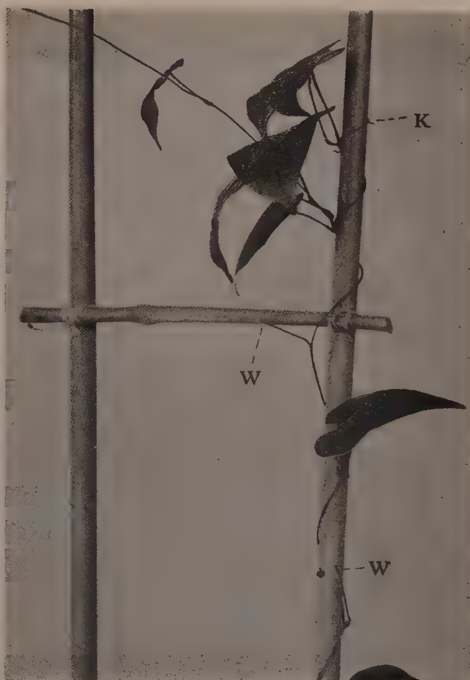


Fig. 8. Am obersten Knoten des aufrecht stehenden mit Wachstumsstillstand besetzten Stengels entwickelte sich ein winziges Knöllchen (K), an zwei folgenden Knoten die Sprosse. An den zwei entblätterten Knoten (W), wo die Blattstielstümpfe mit 0,1% ig. Heteroauxinpaste bestrichen wurden, blieben ruhig. Am dazwischen liegenden intakten Knoten bildete sich aber ein winziger Sproß.

Innerer Mechanismus der Luftknöllchen- und Seitensproßbildung

Man findet bei *Dioscorea* wenigstens zwei Achselknospen (bei einem Präparate 3), von denen sich eine adaxiale Knospe zu Seitensproß und die andere abaxiale zum Luftknöllchen entwickelt. Gewöhnlich entwickelt sich nur eine Knospe, während die andere damit korrelativ in den Ruhezustand eintritt. Diese Prädeterminierung scheint sehr frühzeitig einzutreten, weil eine winzige Knospe latent beim einen noch sehr kleinen Luftknöllchen beobachtet wird.

(1) H. VÖCHTING, Über die Bildung der Knollen. Bibl. Bot. 1887. **S.** 41.

(2) Über den Einfluß von Heteroauxin auf die Morphogenese bei *Circaea*. Flora 1937, **31**, 263.

Nun ist es ohne weiteres klar, daß eine Korrelation zwischen der Bildung der beiden Organe besteht, und daß jedes Organ nicht aus ein und derselben indifferenten Anlage stammt.

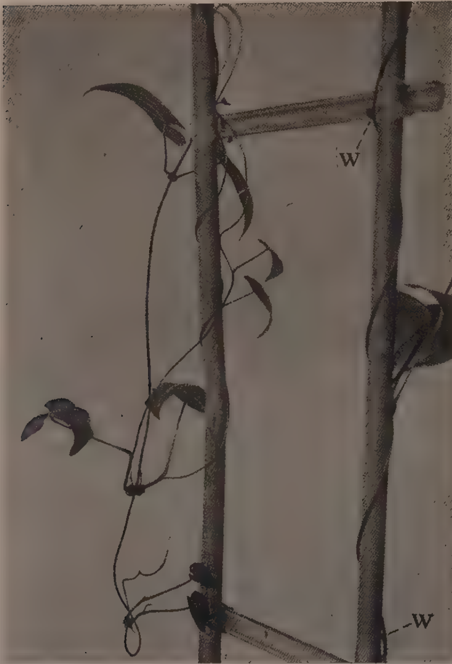


Fig. 9

Fig. 9. Beim linken inversgestellten Stengel: Die vivipare Keimung der Luftknöllchen an den zwei der Stengelspitze folgenden Knoten. Die weiter unten liegenden Knöllchen bleiben ruhig.

Beim rechten aufrecht gestellten Stengel: In der Mitte entwickelte sich ein Sproß an der intakt gebliebenen Blattachsel. Am oberen und unteren Knoten (W), wo die Blattstielstümpfe mit 0,1% ig. Heteroauxinpaste bestrichen wurden, blieben die Knospen ruhig.

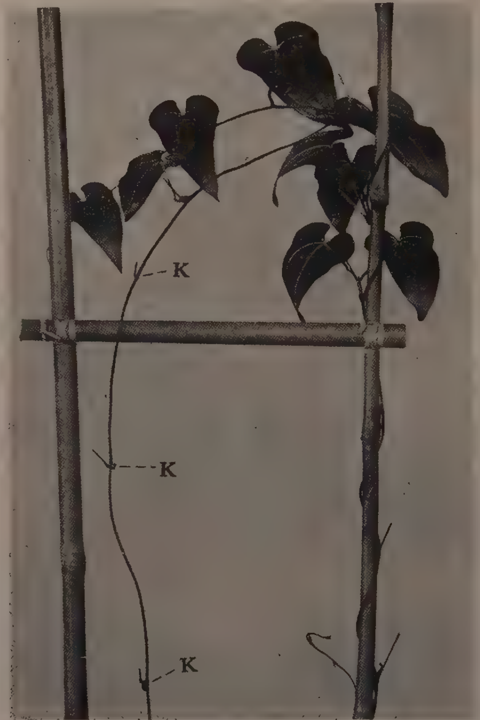


Fig. 10

Fig. 10. Die Sproß- und Knöllchenbildung des entblätterten Stengels (von *Dioscorea*). Bei dem linken invers stehenden Teil entwickelten sich, der oberste etwas schief liegende Teil ausgenommen, die Knöllchen (K).

Beim rechten aufrecht stehenden Teil fand die Sproßbildung an jeder entblätterten Achsel statt, besonders an den oberen.

Im folgenden möchten wir zunächst tabellarisch verschiedene Bedingungen der Luftknöllchen- und Seitensproßbildung erwähnen, die mit den aus Luftknöllchen stammenden Topfkultur erhalten wurden. In der Tabelle sieht man besonders die Beeinflussung der Organbildung durch die Lage des Stengels (inverse oder aufrechte) und durch den Lichtgenuß.

A. Luftknöllchenbildung		B. Sproßbildung	
Bei aufrechter Lage	Bei inverser Lage	Bei aufrechter Lage	Bei inverser Lage
a Im Lichte	c Im Lichte	a Im Lichte	c Im Lichte
1. An der obersten Blattachsel des sich im pathologischen Wachstumsstillstand befindlichen Stengels entwickelte sich je ein Knöllchen, das später vivipar keimte. (Fig. 8.)	1. An der Blattachsel nahe beim Spitzenteil des Stengels entwickelten sich die Knöllchen, die sehr oft vivipar keimten. (Fig. 9.)	1. Bei Aa_1 fand die Sproßbildung am 2- und 3 ten Knoten von der Spitze statt. (Fig. 8.)	Bei Ac_1 bilden sich vivipar die nahe an der Stengelspitze entwickelten Knöllchen oft zu langen Sprossen aus. (Fig. 9.)
2. An der Blattachsel, wo nur die Blattoberseite mit je einem Stanniolstücke bedeckt wurde, entwickelte sich besonders am oberen Teil des Stengels je ein Knöllchen.	2. An der Achsel des entblätterten Blattstielstumpfes entwickelt sich je ein Knöllchen. (Fig. 10.)	2. Bei Ac_2 fand die Sproßbildung am aufrecht gebliebenen Teil des Stengels statt, besonders am oberen Teil desselben. (Fig. 10.)	
b. Im Dunkeln[1]	d. Im Dunkeln[1]	b. Im Dunkeln[1]	d. Im Dunkeln
Beim Falle, wo der Stengel nahe am Grunde von Insekten gefressen wurde, entwickelte sich ein neuer Sproß und daneben ein Knöllchen, das später vivipar keimte.	An der Achsel der etiolierten Blätter entwickelte sich je ein Knöllchen.	Durch die Verdunkelung eines ganzen Pflanzenkörpers fand die Sproßbildung, besonders am unteren Teil des Stengels statt.	Die im Dunkeln entwickelten Knöllchen weisen sehr oft die vivipare Sproßbildung auf. (Ad)

Aus der Tabelle erkennt man zuerst eine starke Förderung der inversen Lage auf die Luftknöllchenbildung (siehe Ac_1, Ac_2, Ad), wobei Licht oder Dunkelheit keinen nennenswerten Unterschied aufzuweisen scheint. Bei der aufrechten Lage des Stengels entwickeln sich auch die Knöllchen, die aber gewöhnlich mit dem Wachstumsstillstand des Stengels im Zusammenhange (Aa_1, Ab) stehen. Der Fall Aa_2 bezieht sich mit der Halbverdunkelung der Laubblätter, die auch eine Stoffwechseländerung der Blätter und Achselknospe veranschaulichen läßt.

Der invers gezwungene Stengel zeigt immer im Gegensatz zum aufrechten ein stark retardiertes Wachstum, das auch mit der Veränderung des Stoffwechsels im Zusammenhange zu stehen scheint.

Wir nehmen bei allen Fällen eine ganz einheitliche Ursache der Luftknöllchenbildung an, die zwar mit der Stoffwechselphysiologie der Achselknospen zusammenhängt. Dabei kommen vor allen Wuchsstoff und Hemmstoff in Betracht.

(1) Diese Resultate wurden von NAKANO in 1910 erhalten; die anderen in 1939 u. 1940.

Wie bekannt wandert die Wuchsstoffvorstufe (=Proauxin) aus den keimenden Samen und Knöllchen nach der wachsenden Sproßspitze, woraus wieder der neugebildete Wuchsstoff nach unten strömt. Weiter weiß man schon, daß die Strömung des Proauxins von der Schwerkraft unabhängig ist, während die des Auxins von dieser Kraft(1) retardiert



Fig. 11



Fig. 12

Fig, 1 . Beim rechten invers gestellten Teil des Stengels: Die winzige Knöllchenbildung an den (unteren) der Spitze folgenden Knoten des Stengels, dessen Spitze dekapitiert und mit Wasserpaste bestrichen wurde. (Kontrollversuch).

Fig. 12. Bei den zwei rechten invers stehenden Stengeln: Der rechte intakt gebliebene Stengel zeigte die stärkere Knöllchenbildung, während der linke an der dekapitierten Spitze mit 0.1 % ig. Heteroauxinpaste bestrichene Stengel etwas schwächere aber im Vergleiche zum Kontrollversuche deutlichere Knöllchenbildung aufwies. Dieser Unterschied beruht sehr wahrscheinlich auf der verschiedenen Lebenskraft des Stengels.

wird. Nun ist es ohne weiteres klar, daß die beiden Stoffe am Spitzenteil eines invers gezwungenen Stengels zur Anhäufung kommen. Dr. T. YAMAKI, welcher auf meinen Vorschlag die Verteilung des Auxins und Proauxins bei einer invers gestellten Kartoffelpflanze studiert hat, konnte zur Genüge die erwarteten Ergebnisse bestätigen(2), und daraus die schon

(1) F. W. WENT, Eine botanische Polaritätstheorie. Jahrb. w.B. 1932.

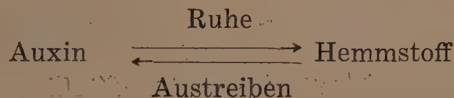
(2) T. YAMAKI, Einfluß der Schwerkraft auf den Wuchstoffetransport in Stengel von *Solanum tuberosum* L. The Bot. Mag. **55**, 658, 1941.

genannte VÖCHTINGsche Organbildung auf die veränderte Auxinverteilung zurückführen. Dieser Schluß muß natürlich auf unsere Knöllchenbildung anwendbar sein.

Nun darf man denken, daß die Anhäufung des Auxins und Proauxins in dem Spitzenteil eines invers gestellten Stengels die nachfolgende Strömung des Proauxins in Unordnung bringt, und damit diesen Stoff in die unteren Knospen hineinströmen läßt, um zuletzt dieselben zur Knöllchenbildung zu veranlassen. Warum die Knospen dabei nicht zur gewöhnlichen Sproßbildung geführt werden, beruht sehr wahrscheinlich auf dem gleichzeitig tätigen Hemmstoff. So sind die bei der inversen Lage des Stengels neugebildeten Knöllchen sehr oft mit überschüssigen Mengen von Auxin im Vergleich zu den Hemmstoffmengen begabt, womit eine frühzeitige vivipare Keimung der Knöllchen verknüpft zu sein scheint.

Hingegen ist eine passende Menge von Auxin im Vergleich zu derselben von Hemmstoff in den bei der aufrechten Lage des Stengels sich normal entwickelnden Knöllchen vorstellbar.

Bei normaler Knöllchenbildung wird Auxin zuletzt erschöpft sein, und eine Ruhephase der Knöllchen hervorgebracht werden. Sehr wahrscheinlich geht der Hemmstoff parallel mit der Knöllchenentwicklung zunehmend, so daß mehr oder weniger Korrelation, wie im folgenden Schema, besteht.



Natürlich geht die inverse Beziehung bei der Knöllchenkeimung vor sich. Mit anderen Worten scheint jeder Entwicklungszustand mit dem Verhältnis $\frac{\text{Auxin}}{\text{Hemmstoff}}$ bestimmt zu sein. So wäre die Knöllchenbildung bei der aufrechten Lage des Stengels, wie z.B. Aa, wo auch manchmal die vivipare Keimung beobachtet wird, leicht erklärbar. Nach unserem Schema muß auch die Ruhe der Achselknospen, oder ihr Austreiben dem kleinsten oder größten Verhältnis Auxin/Hemmstoff entsprechen.

Vermutlich wird darin auch die Ursache der Luftknöllchenbildung im Feld liegen. Dabei ist zunächst an die im Herbst plötzlich eintretende Schwächung der Stengelspitze und Blätter, also die dem Aa_1 oder Aa_2 ähnlichen Fälle zu denken. Natürlich kommt manchmal ein dem Ac_1 ähnlicher Fall zur Beobachtung.

Um unser ganz hypothetisches Schema etwas zu unterstützen, haben wir einige Versuche ausgeführt. Wir gingen dabei von der Frage aus, ob Heteroauxin oder der von uns extrahierte Hemmstoff an Stelle vom natürlichen Auxin die Knöllchenbildung zu fördern vermag. Zu diesem Zweck bestrichen wir etwa jeden dritten Tag 0,2, 0,002 und 0,00015 proz.

Heteroauxin- oder Hemmstoff-Paste (unbestimmter Konzentration) dem decapitierten Stengelstumpf bei der invers gezwungenen Lage, während Wasserpaste als Kontrolle angewendet wurde.

Erstaunlicherweise zeigten 0,002 und 0,2 proz. Heteroauxin etwa 1 Woche früher als die Kontrollversuche die Knöllchenbildung. Die mit Hemmstoff behandelten und intakt gebliebenen (auch inversen) Pflanzen(1) wiesen etwa den dem 0,002% ähnlichen Zustand auf. Hieraus dürfen wir sagen, daß die bei der inversen Lage geförderte Knöllchenbildung auf die gesteigerte Auxinmenge zurückzuführen ist. Die Tatsache, daß der Hemmstoff auch darauf etwas fördernd war, vermag auf die chemische Verwandschaft desselben Stoffes mit Auxin oder Proauxin hinzuweisen (vergl. Fig. 11 u. 12).

Wir haben verzichtet, das MELCHERSsche Vernalin(2) bei der Knöllchenkeimung anzunehmen, weil das zu hypothetisch ist. Die Ablenkungstheorie von WENT(3), wo der Hemmungsstoff ganz außer Acht gelassen wurde, scheint auch für unsere Organbildung nicht nützlich zu sein. Wir teilen aber mit WENT die Ansicht, daß die Existenz eines nach aufwärts beweglichen und die Wanderung des Nahrungsmaterials fördernden hormonartigen Stoffes möglich ist. Ob solcher Stoff aber mit dem sogenannten Proauxin identisch ist, bleibt noch dahingestellt.

Zusammenfassung der Resultate

1. Die Luftknöllchen von *Dioscorea batatas* sind Dunkelkeimer.

2. Die Ruheperiode dieser Knöllchen ist in Vollruhe, also von September bis Mitte Februar nächsten Jahres, so fest, daß irgendein Frühtreibmittel dabei fast wirkungslos ist.

3. Aus den ruhenden Luftknöllchen wurde ein Hemmstoff extrahiert, der auf die Keimung von *Avena*-Samen und Luftknöllchen deutlich hemmend wirkte. Er ist nicht mit dem wohlbekannten Proauxin identisch, sehr wahrscheinlich aber verwandt.

4. Das Luftknöllchen von *Dioscorea* entwickelt sich gewöhnlich aus einer abaxialen Achselknospe, der Seitensproß dagegen aus einer adaxialen.

5. Unter der Berücksichtigung aller uns bekannten Bedinungen der Luftknöllchenbildung ist diese Organbildung mit dem geschwächten oder ganz stillstehenden Wachstum der Stengelspitze, das die Anhäufung des Proauxins und Auxins hervorzubringen scheint, verknüpft.

---

(1) Die in der Fig. 12 rechts aufgezeichneten Stengel verhalten sich wegen ihrer verschiedenen Lebenskraft abweichnd von dem hier gegebenen Resultat.

(2) G. MELCHERS, Die Blühhormone. Ber. bot. Ges. 1939, **57**, 29.

(3) F. W. WENT, A case of correlative growth inhibition in plants. Amer. J. of Bot. 1939, **26**, 505.

6. Nach unserer Meinung scheinen die Seitensproß- und Luftknöllchenbildung mit dem Verhältnis $\frac{\text{Auxin}}{\text{Hemmstoff}}$ bestimmt zu werden, das im ersteren Fall den größten Wert, im letzteren Fall dagegen einen passenden Wert behalten wird. Wenn dieses Verhältnis auf dem Wege der Knöllchenbildung zu groß wird, so käme die vivipare Keimung zustande. Hingegen scheinen die Knöllchen in Vollruhe mit dem kleinsten Verhältnis begabt zu sein.

Wir gestatten uns, den Ausgaben des Unterrichtsministeriums für wissenschaftliche Forschung für die uns zuteil gewordene Förderung bestens zu danken.

Untersuchungen über den Mechanismus der Turgorschwankung der Spaltöffnungsschliesszellen

Von Shun-ichiro IMAMURA

Mit Tafel I u. 12 Textfiguren

(Eingegangen am 24. Juni 1942)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung

Über den Mechanismus der Spaltöffnungsbewegung haben wir bereits verschiedene, sich gegenüberstehende Theorien. Die Meinungen aller Forscher sind jedoch insoweit einig, dass das Endglied der Reaktionskette der Bewegungen durch Turgorschwankungen zustandekommt, unabhängig davon, ob die Turgorschwankungen der Schliesszellen allein die Bewegungen verursachen oder auch die übrigen Zellen, vor allem die Nebenzellen dabei beteiligt sind[1]. Betreffs der Frage, wie die Turgorschwankung zustandekommt, beginnt bereits die Verschiedenheit der Meinungen.

Die Zu- bzw. Abnahme der osmotisch wirksamen Substanz durch die enzymatische Hydrolyse bzw. Synthese der Schliesszellenstärke wurden von allen beobachtet (LLOYD '08, ROSING '08, ILJIN '15, STEINBERGER '22 usw.). Neben diesem Vorgange wurde von einigen Autoren der Quellungszustand des Zellsaftskolloides als wichtige Ursache der Turgorschwankung betrachtet (SAYRE '26, SCARTH '29 und PEKAREK '34). Die Theorie älterer Autoren, die der Bildung osmotisch wirksamer Substanz durch Assimilation der Chloroplasten in den Schliesszellen eine wichtige Rolle zuschreiben, hat heute fast keine Anhänger. PAETZ, der die ener-

(1) Wir können hier wohl von den Theorien von NADEL ('35) und von STCHEPKINA ('34) absehen, die dem Quellungszustande der Zellwand der Schliesszellen eine wichtige Rolle zuschreiben wollen. Die Beschaffenheit der Zellwand kann sicherlich eine modifizierende, jedoch nicht die Hauptursache der Bewegung sein, wie schon von HEATH ('39) betont wurde.

gische Öffnungsbewegung im Lichte von Wellenlängen der maximalen Absorption von Chlorophyll konstatierte, scheint die Erscheinung nicht immer in dieser Sinne deuten zu wollen (PAETZ '30 S. 658). Der Bedeutung der Assimilation bei der Spaltöffnungsbewegung wurde aber neuerdings von anderer Seite Beachtung geschenkt. Sie soll die Verschiebung der intrazellurären Konzentration der Wasserstoffionen hervorrufen, die nach einigen Autoren auf den enzymatischen Vorgang (SAYRE '26, SCARTH '29 und SMALL und MAXWELL '39), nach anderen auf den Quellungszustand des Zellsaftskolloides einen Einfluss ausüben und dadurch die Turgorschwankung verursachen soll (SCARTH '29). In Anbetracht der Permeabilitätsschwankung (NIKOLIC '25 und KISSILEW '25), der Viskosität (WEBER '25 b) und anderer protoplasmatischer Veränderungen im Bewegungsspiel sprechen einige Autoren von protoplasmatischer Regulation (LINSBAUER '17, '26, '27, WEBER '26c und STÅLFELT '29c).

Die Saugkraft des Zellinhalts der Schliesszellen im Zusammenhang mit dem Öffnungszustande ist bisher vielfach durch plasmolytische Methoden untersucht worden, wo der hohe grenzplasmolytische Wert im geöffneten Zustand und der niedrige im geschlossenen einwandfrei festgestellt wurde. Was jedoch die absoluten Zahlenwerte anbetrifft, die die Schliesszellen einer bestimmten Pflanze aufweisen, so gehen die Angaben der Forscher stark auseinander. Hier seien als Beispiel einige Angaben über die Schliesszellen der bevorzugt untersuchten *Zebrina pendula* angeführt. Nach STEINBERGER ('22) kann der grenzplasmolytische Wert, mit NaCl bestimmt, bei geöffnetem Zustand 90 Atm. oder noch mehr erreichen, während von WIGGANS ('21) bei ebenso geöffneten Stomata höchstens ein Druck von ca. 11 Atm. mit $CaCl_2$ konstatiert wurde. Weiter fand ARENDS ('26) mit NaCl 47–62[1] Atm. Der grenzplasmolytische Wert über 90 Atm. soll nach ILJIN ('15) und STEINBERGER ('22) bei vielen Pflanzen keine Seltenheit sein, was andererseits oft bestritten wurde (OPPENHEIMER '32, URSPRUNG '38 u.a.).

Diese Unstimmigkeit zieht die Aufmerksamkeit vieler Autoren auf sich und es wurden oft die Meinungen darüber ausgetauscht. Viele haben sie der Veränderung der Saugkraft des Zellinhalts zugeschrieben, welche entweder durch die grosse Permeabilität der Schliesszellen für die verwendeten Plasmolytika oder durch Anatonose (STEINBERGER '22, OPPENHEIMER '32, URSPRUNG '38 u.a.m.) bzw. Katatonose (STEINBERGER '22) bewirkt wird, während einige andere in dieser Beziehung auf die Verschiedenheit des benutzten Materials hinwiesen. Obwohl das Verhalten der Spaltöffnungen bei einundderselben Pflanze nach Blattalter, Vegetationszeit, Kulturbedingungen usw. stark variieren kann, ist doch die Unstimmigkeit zu gross, um sie allein auf die genannten Umständen zurück-

(1) Aus den *Og*-Werten der Originalarbeit berechnet.

führen zu können. BEYER ('29) hat die Frage aufgeworfen, ob man die Saugkraft des Schliesszelleninhalts überhaupt durch plasmolytische Methoden bestimmen kann und nimmt eher eine verneinende Stellung an.

Die Frage nach dem Mechanismus der Turgorschwankung der Schliesszellen könnte wohl erst dann richtig beantwortet werden, wenn man eine richtige Kenntnis über die osmotische Zustandsgrösse derselben gewonnen hat. Daher wurde der grösste Teil vorliegender Arbeit der Kritik der mit verschiedenen Plasmolytika erhaltenen grenzplasmolytischen Werte gewidmet. Im folgenden sei zuerst das plasmolytische Verhalten der Schliesszellen, das unter pflanzlichen Zellen eine recht eigentümliche Stellung einnimmt, und danach der Mechanismus der Turgorschwankung, einer näheren Betrachtung unterzogen.

Die Arbeit wurde jahrelang unter der Leitung von Herrn Prof. K. KORIBA der hiesigen Fakultät ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm an dieser Stelle für seine freundliche Hilfe und stetige Anregung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

II. Allgemeine Methode

Da der erste Teil vorliegender Arbeit eher von methodischer Natur ist und die Spezialmethoden auf eigene Abschnitte verwiesen worden sind, sei hier nur die allgemeine Methode erwähnt, die der vorliegenden Arbeit zugrundeliegt, insbesondere die Behandlungsweise der Versuchsmaterialien und das Verfahren der Plasmolyse. Die Spaltöffnung ist ein äusserst empfindliches Objekt, das nur mit besonderer Sorgfalt gehandhabt werden kann, um zuverlässige Resultate zu gewährleisten. Dies trifft besonders bei den plasmolytischen Untersuchungen zu, da die Spaltöffnung ein für Osmoregulation spezifisch differenziertes Organ darstellt. Daher war es unumgänglich, das übliche plasmolytische Verfahren in mancher Hinsicht abgeändert zur Anwendung zu bringen.

1) Versuchsmaterial

Als Hauptversuchspflanze diente *Zebrina pendula*. Sie wurde deshalb zu eingehenden Untersuchungen herangezogen, weil sie, wegen der grossen Dimension der Apparate, ihrer grossen Reaktionsfähigkeit äusseren Einflüssen gegenüber und der Gleichmässigkeit in ihrem stomatären Verhalten, nicht bloss die Untersuchung erleichtert, sondern weil sich auch die erhaltenen Resultate leicht mit den Angaben früherer Forscher vergleichen lassen. Wie schon von SCARTH ('32) bemerkt wurde, ist es kaum wahrscheinlich, dass die stomatäre Bewegung verschiedener Pflanzen durch gründlich verschiedene Mechanismen reguliert wird. Vielmehr haben wir schon viele Gründe dafür, dass die Pflanzen in dieser Hinsicht nicht qualitativ sondern nur quantitativ verschieden sind. Zum

Vergleich wurden auch *Commelina communis*, *Rumex acetosa* und *Vicia Faba* als Vertreter verschiedener Verwandschaftskreise untersucht.

Die Pflanzen wurden unter guter Bewässerung im leicht beschatteten Gewächshaus gezogen. Wie alle, die mit den Spaltöffnungen arbeiten, wissen, verhalten sich die Stomata nicht nur bei verschiedenen Blättern verschieden, sondern auch die nebeneinanderliegenden einunddesselben Blattes weisen oft einen verschiedenen Öffnungszustand auf. Oft begegnet man sogar Fällen, wo sich die beiden Schliesszellen desselben Apparates in verschiedener Krümmung befinden. Um ein möglichst gleichmässiges, stomatäres Verhalten des Versuchsmaterials zu bekommen, habe ich die Topfpflanze einen oder auch einige Tage im Glaskasten mit gesättigter Feuchtigkeit liegen lassen. Die Spaltöffnungen verhalten sich dabei gleichmässig, obwohl am Spätnachmittag, besonders bei heissem Wetter, die Gleichmässigkeit etwas gestört wird. Um geschlossene Stomata zu erhalten, habe ich die Pflanze in der Dunkelkammer oder die abgepflückten Blätter in mit schwarzem Papier bedeckten PETRI-Schalen liegen lassen.

Die vergleichenden Plasmolyseversuche wurden auf die Weise angeordnet, dass meistenfalls zwei, selten drei Plasmolytika immer gleichzeitig untersucht wurden. Für jeden solchen Versuch wurden stets aus nur einem bestimmten Blatte gemachte Schnitte oder Blattstücke benutzt. Zur Herstellung der Schnitte verwendete ich nur gesund aussehende, vor kurzem ausgewachsene Blätter, die die grösste Reaktionsfähigkeit der Stomata aufwiesen. Wenn es auf den Bewegungsverlauf ankam, so wurden die Beobachtungen an kleinen Blattstücken ausgeführt, die von Zeit zu Zeit einem bestimmten Blatte entnommen wurden. Die Blätter, von denen sukzessiv kleine Stücke abgeschnitten wurden, verhielten sich, im Vergleich mit den nebenstehenden Blättern, ganz normal, wenn man schonend arbeitete.

2) Messung der Spaltweite

Um der Veränderung des Öffnungszustandes vorzubeugen, wurden die Blätter sofort nach dem Abpflücken in die PETRI-Schalen mit angefeuchtem Fliesspapier am Boden gelegt und möglichst schnell in die Versuchskammer gebracht. Die Messung der Spaltweite wurde im flüssigen Paraffin ausgeführt. Ein kleines Blattstück wurde im flüssigen Paraffin mit dem Trockensystem des Mikroskops untersucht (vergl. STÅLFELT '27). Wie aus Fig. 2 ersichtlich ist, erfährt die weit geöffnete Spalte eine Verschmälerung, doch geht die Schliessbewegung im flüssigen Paraffin sehr langsam vor sich, sodass, wenn man schnell arbeitet, kein schwerwiegender Fehler zu befürchten ist (s. III C). Die Veränderung der geschlossenen oder schwach geöffneten Stomata ist bedeutend träger als die der weit geöffneten.

10 oder 20 Stomata wurden mit Trommelokularmikrometer gemessen und der Durchschnitt derselben in μ angegeben. Es ist nicht möglich, durch eine grössere Anzahl Messungen die Genauigkeit zu erhöhen, weil wir hier eine mit der Zeit leicht veränderliche Grösse vor uns haben. Wenn es auf einen Vergleich in der Serienreihe ankam, so habe ich je 5 oder 10 Stomata in einer und dann wieder dieselbe Anzahl in umgekehrter Reihenfolge gemessen. Als Zeitpunkt der Messung wurde die Mitte des Versuchs gewählt. Die Abweichung der Messungsdaten hängt stark von dem physiologischen Zustande der Stomata ab, weshalb der Auswahl der Versuchsblätter besondere Achtung geschenkt wurde.

In einigen Fällen wurde auch die Alkoholfixierungsmethode von LLOYD ('08) angewandt. Die Spaltweite erfährt durch dieselbe zweierlei Veränderungen, die durch folgendes Schema veranschaulicht werden können: $S=S_n+v_1+v_2$, wobei S_n die natürliche, S die mit Alkohol fixierte Spaltweite, v_1 die Veränderung derselben beim Abziehen der Epidermis und v_2 die durch Alkoholfixierung verursachte Veränderung darstellen. Die Veränderungen können wohl auf die Störung des Turgorgleichgewichts zwischen den Schliesszellen und den umgebenden Geweben einerseits, und auf die Reizbewegung der Schliesszellen anderseits zurückzuführen sein. v_1 ist stark von dem Turgor der umgebenden Gewebe und v_2 von der Geschwindigkeit der Fixierung abhängig. Bei den von mir untersuchten Fällen an verschiedenen Pflanzen ergab sich meistenfalls $v_1>0$, und $v_2<0$, sodass die beiden einigermassen ausgeglichen werden können. Das Verhalten der Stomata kann in dieser Hinsicht sowohl je nach den Pflanzen wie auch nach dem physiologischen Zustande verschieden sein. Es fehlt in der Literatur nicht an den Fällen, wo eine Verengung beim Abheben oder eine Erweiterung beim Fixieren anzutreffen ist (s. SCHORN '29 und HARTUIJKER '35).

Bei *Zebrina* und *Commelina* erfährt die Spalte durch Ablösen der Epidermis immer eine mehr oder minder starke Erweiterung, deren Grösse mit steigendem Turgor des Blattes wächst. Fixiert man die Epidermisstücke mit absolutem Alkohol, so tritt eine starke Verschmälerung ein. Die fixierte Spaltweite wird kleiner oder nur sehr selten grösser als die beim intakten Blatte gefundene. Wie aus Tabelle 1 und 2 ersichtlich, sind die fixierten Spaltweiten immer kleiner als die ursprünglichen. Die ersteren stehen nicht in der Reihe von der Grösse der letzteren, sondern in derjenigen, die die Spalte an den abgezogenen Epidermisstücken aufweisen. Bei Pflanzen, bei denen man die Epidermis nicht glatt abziehen kann und erst mit Messerklinge die Flächenschnitte anfertigen muss, wie bei *Zebrina*, weisen die Stomata je nach den Stellen an dem Schnitte verschiedene Spaltweiten auf (Tabelle 1). In der Mitte, wo ein oder mehr Mesophyllage sich intakt befindet, erfahren sie schwächere Erweiterung beim Abheben und langsamere Fixierung, was

TABELLE 1. Veränderung der Spaltweite von *Zebrina pendula* durch Alkoholfixierung.

Nr. des Blattes	In flüssigem Paraffin		Alkoholfixierung	
	Blattstück	Epidermis	Schnittrand	Mitte der Epidermis
I	24.0	25.3	19.8	16.7
II	23.2	27.7	22.5	17.2
III	16.8	19.3	16.7	10.9

TABELLE 2. Veränderung der Spaltweite von *Commelina communis* durch Alkoholfixierung.

Nr. des Blattes	In flüssigem Paraffin		Mit Alkohol fixierte Epidermis
	Blattstück	Epidermis	
I	23.8	26.2	16.6
II	17.9	21.8	11.4
III	15.1	19.1	8.1
IV	8.4	9.2	2.8
V	7.0	12.3	6.4

die kleinere Spaltweite zur Folge hat. Dagegen erweitern sich die Spalten am stärksten am Schnittrand, wo alle Zellen ausser den Schliesszellen verletzt sind; hier wirkt der Alkohol am schnellsten, sodass die Endspalte oft die ursprüngliche beträchtlich an Grösse übertrifft.

Wie von vielen Autoren hervorgehoben wurde, kann die Alkoholfixierungsmethode erst dann zur richtigen Anwendung kommen, wenn man sie jeweils an den zu untersuchenden Pflanzen ausprobiert. Bei den hier benutzten Pflanzen versagt die Methode für genaueres Arbeiten. Wenn es sich aber um eine ungefähre Schätzung der Öffnungsweite handelt, leistet sie gute Dienste und wurde deshalb auch in der vorliegenden Arbeit, der Einfachheit halber, zu Orientierungsversuchen herangezogen. Alle Messungen wurden bei Stomata ausgeführt, die keine Mesophyllage, aber intakte Nebenzellen führen.

Die Stomata von *Zebrina pendula* mit plasmolysierten, also ganz turgorlosen Schliesszellen, schliessen sich nicht immer vollkommen, sondern können eine beträchtliche Spalte aufweisen. Dies ist besonders deutlich zu beobachten, wenn man die weit geöffneten Stomata plasmolysiert. Die Spalte, die bei der Plasmolyse der Schliesszellen zurückbleibt, möchte ich im Folgenden als „Restöffnung" bezeichnen. Sie ist in den Tabellen durch Klammern kenntlich gemacht.

3) Plasmolytisches Verfahren

Aus den Orientierungsversuchen ging hervor, dass man die Zeitdauer zwischen dem Abpflücken der Blätter und der Anfertigung der

Präparate möglichst abkürzen muss, sonst kann der Öffnungszustand der Stomata sich beträchtlich schnell verändern. Hier leistet eine ca. 3 mm dicke, 100 mm lang und 60 mm breite Glasplatte, die 6 Löcher von 10 mm Durchmesser besitzt, als Objektträger gute Dienste. Auf der einen Seite jedes Loches wurde je ein Deckglas von der Grösse 24 × 32 mm mit sauberem Paraffin angeklebt. Dadurch erhält man auf der Glasplatte 6 seichte Schälchen von 10 mm Durchmesser. In diese wurde das Plasmolytikum abgetropft und die Epidermis oder Blattstücke hineingelegt, mit Deckgläsern bedeckt, und die überschüssige Flüssigkeit mit Fliesspapier abgesaugt. Das Material blieb nun in dem Plasmolytikum von etwa 0.25 cc liegen. Dann wurden die Objektträger im Vakuumexsikkator durch die Luftpumpe kurz evakuriert, um die Einwirkung der Lösung durch Infiltration gleichmässig zu gestalten, die anhaftenden Luftblasen zu beseitigen und so die Beobachtung zu erleichtern. Durch Vakuuminfiltration geht zwar eine kleine Menge Wasser verloren, doch ist der Verlust des Lösungsmittels geringfügig und meistenfalls kleiner als 1.5%, wie ich durch Wägung der Platte vor und nach Evakurieren konstatieren konnte. Man mag bei solchem Verfahren die Menge des Plasmolytikums für allzuklein halten, doch ist die übliche Methode der Plasmolyse, wo man sich einer Menge von 10 cc oder mehr Lösung bedient, nicht zu empfehlen. Diese beansprucht ziemlich lange Zeit zur Herstellung und zur Beobachtung der Präparate, während welcher der Zustand der Stomata eine nicht unbedeutende Veränderung erfahren kann, was grosse Fehler verursacht. Dass bei Versuchen mit Blattstücken die Verdünnung der Lösung durch das aus dem Mesophyll heraustretende Wasser beträchtlich ist, versteht sich von selbst. Hier kann man keine grosse Genauigkeit der Resultate erwarten. Dieselben wurden daher nur ausnahmsweise ausgeführt, um die Resultate mit Epidermisstücken einer Kontrolle zu unterziehen.

Der Zeitpunkt der Si_g-Bestimmung wurde von verschiedenen Forschern ganz verschieden gewählt. So haben WIGGANS ('21) 5–10, STEINBERGER ('22) 15, ARENDS ('26) 15–20 und URSPRUNG und BLUM ('24) 40 Minuten nach Einlegen der Schnitte in Lösungen bestimmt, während bei anderen oft die Angaben darüber fehlen. Aus unten erörterten Gründen habe ich die Plasmolytika immer 15–20 Minuten einwirken lassen. Allzulange Einwirkung der Salzlösung ruft Verstärkung der Plasmolyse oder den Rückgang derselben hervor, oder führt sogar zur Öffnungsbewegung der einst plasmolysierten Stomata, eine Erscheinung, die zuerst von ILJIN, dann von ARENDS, HASS-POETZL und anderen beobachtet wurde. Wenn der Si_g-Wert nach einer anderen als der eben angegebenen Einwirkungsdauer bestimmt wurde, so ist dies in der vorliegenden Arbeit extra vermerkt worden.

4) Plasmolytikum

Als Plasmolytika wurden ausser KCl, $CaCl_2$, NaCl, LiCl, KNO_3, K_2SO_4, Rohrzucker und Glukose die in Tabelle 3 zusammengestellten Mischlösungen zur Untersuchung verwendet. Dabei kam es uns auf den Vergleich der mit verschiedenen Lösungen erhaltenen grenzplasmolytischen Werte an, weshalb insgesamt 27 Lösungen benutzt wurden.

TABELLE 3. Verzeichnis der benutzten Plasmolytika.

Nr. der Lösung	Bezeichnung der Lösung	Zusammensetzung der Stammlösung, Partialkonzentration in Mol	Zur Herstellung niederer Konzentration, verdünnt mit:
I	$CaCl_2/KCl = 10/1$	1.5 $CaCl_2$, 0.15 KCl	Wasser
II	$CaCl_2/KCl = 5/1$	1.4 $CaCl_2$, 0.28 KCl	,,
III	$CaCl_2/KCl = 5/2$	1.35 $CaCl_2$, 0.54 KCl	,,
IV	$CaCl_2/KCl = 1/5$	0.32 $CaCl_2$, 1.6 KCl	,,
V	$CaCl_2/KCl = 1/10$	0.18 $CaCl_2$, 1.8 KCl	,,
VI	BRENNERsche Lösung	1.557 NaCl, 0.04 KCl, 0.116 $MgCl_2$, 0.568 $MgSO_4$, 0.037 $CaCl_2$	,,
VII	Kalium-BRENNERsche Lösung	0.04 NaCl, 1.557 KCl, 0.116 $MgCl_2$, 0.568 $MgSO_4$, 0.037 $CaCl_2$	,,
VIII	Standardlösung	1.5 KCl, 0.225 $CaCl_2$	,,
IX	$CaCl_2/NaCl = 3/20$	1.5 NaCl, 0.225 $CaCl_2$	,,
X	$CaCl_2$+0.2 KCl	0.93 $CaCl_2$, 0.2 KCl	0.2 KCl
XI	$CaCl_2$+0.6 KCl	0.66 $CaCl_2$, 0.6 KCl	0.6 KCl
XII	$CaCl_2$+0.1 KCl	1.4 $CaCl_2$, 0.1 KCl	0.1 KCl
XIII	$CaCl_2$+0.1 NaCl	1.4 $CaCl_2$, 0.1 NaCl	0.1 NaCl
XIV	Rohrzucker+0.2 KCl	0.5 Rohrzucker, 0.2 KCl	0.2 KCl
XV	Rohrzucker+0.1 KCl	0.5 Rohrzuoker, 0.1 KCl	0.1 KCl
XVI	Rohrzucker+0.2 K_2SO_4	0.5 Rohrzucker, 0.2 K_2SO_4	0.2 K_2SO_4
XVII	Rohrzucker+0.1 K_2SO_4	0.5 Rohrzucker, 0.1 K_2SO_4	0.1 K_2SO_4
XVIII	Rohrzucker+0.4 NaCl	1.0 Rohrzucker, 0.4 NaCl	0.4 NaCl
XIX	$CaCl_2$+0.4 NaCl	0.5 $CaCl_2$, 0.4 NaCl	0.4 NaCl

Auf die Reinheit der benutzten Chemikalien wurde besonders geachtet. Ausser reinsten einheimischen Präparaten wurden beste MERCKsche und KAHLBAUMsche Präparate zum Vergleich herangezogen. Die benutzten Zuckerarten waren durchwegs MERCKsche Präparate. Die Herkunft der Präparate führte jedoch zu keinem Unterschied im Resultat.

Die Stammlösungen wurden bei Chloriden und KNO_3 in 2 Volummol, bei Zuckerarten in 1 Volummol und bei K_2SO_4 in 0.5 Volummol bereitet und wie üblich nach Volumen verdünnt. Um Volumkontraktion zu vermeiden, wurde die erforderliche Menge Stammlösung in Messkolben auf das richtige Volumen gebracht.

Zur Herstellung der Stammlösung von $CaCl_2$ und LiCl wurden die stark hygroskopischen Kristalle konzentriert in destilliertem Wasser

gelöst und durch 1/4 oder 1/10 Mol $AgNO_3$, mit Kaliumchromat als Indikator, genau auf 2 Mol eingestellt. Die Stammlösungen der Gemische wurden so hergestellt, dass erst die erforderliche Menge der Urstammlösungen abpipettiert und auf das richtige Volumen aufgefüllt wurde. Auf diese Weise kann man die Lösungen leicht und genau in beliebiger Zusammensetzung erhalten. Die Stammlösung von Salz- und Salzmischlösungen ist sehr lange haltbar, diejenige der Zuckerarten wurde möglichst oft frisch bereitet.

Die Lösungen I–V in Tabelle 3 enthalten $CaCl_2$ und KCl in verschiedenen Verhältnissen; die Konzentration der Stammlösungen war durch rohe Berechnung aus dem isosmotischen Koeffizienten der Komponenten so gewählt, dass sich die osmotischen Drucke der miteinander zu vergleichenden Lösungen möglichst nahestehen. Bei Lösungen X–XIX ist die Konzentration der Alkalisalze in allen Konzentrationsabstufungen konstant, während die anderer Komponenten sich verändert. Die Lösung ähnelt derjenigen, die bei der partiellen Plasmolyse, wenn auch zum anderen Zwecke wie hier, Anwendung findet. Sie wurde nicht mit Wasser, sondern mit entsprechenden Salzlösungen verdünnt. Die Originalvorschrift der BRENNERschen Lösung (Lösung VI) stellte sich als zu schwach konzentriert heraus, um die Plasmolyse der geöffneten Schliesszellen hervorzubringen, sodass ich fünfmal so konzentrierte Lösung benutzte. VII ist eine Lösung, bei der die molare Konzentration von NaCl in der BRENNERschen Lösung durch KCl, und die von KCl durch NaCl ersetzt wurde. VIII stellt eine Lösung dar, die sich—wie aus unten geschilderten Versuchen hervorgeht—als die geeignetste zur Untersuchung der Schliesszellen herausstellte und in den späteren Versuchen ausschliesslich benutzt und als „Standardlösung" bezeichnet wurde. Die Zusammensetzung, die Gefrierpunkterniedrigung, der nach LEWIS ('08) berechnete osmotische Druck beim Gefrierpunkt usw. bei 10 Verdünnungen derselben sind aus Tabelle 4 ersichtlich.

TABELLE 4. Eigenschaften der Standardlösung.

Relative Konzentration	Salzkonzentration KCl	Salzkonzentration $CaCl_2$	Δ	Osmotischer Druck in Atm. beim Gefrierpunkt nach LEWIS	Δ/Konzentration
0.1	0.15	0.0225	0.635	7.6	6.35
0.2	0.30	0.045	1.249	15.0	6.25
0.3	0.45	0.0675	1.870	22.5	6.23
0.4	0.60	0.090	2.492	29.9	6.23
0.5	0.75	0.1125	3.129	37.5	6.26
0.6	0.90	0.135	3.766	45.2	6.28
0.7	1.05	0.1575	4.432	53.0	6.33
0.8	1.20	0.180	5.092	60.9	6.37
0.9	1.35	0.2025	5.780	69.0	6.42
1.0	1.50	0.225	6.448	77.4	6.45

Die Bezeichnung der osmotischen Zustandsgrösse habe ich nach URSPRUNG gewählt. Abgesehen von den späteren Abschnitten, wo nur die Standardlösung als Plasmolytikum benutzt wurde, sind die benutzten Plasmolytika immer durch Einklammerung gekennzeichnet. Unter Si_g ($CaCl_2$+0.1 KCl) versteht man die mit der Lösung erhaltene Saugkraft des Zellinhalts bei der Grenzplasmolyse in Atm., die in allen Konzentrationen 0.1 Mol KCl und varierende Mol $CaCl_2$ enthalten. Unter Si_g ($CaCl_2$/KCl=5/1) versteht man den Si_g-Wert mit den Lösungen, in denen das Verhältnis $CaCl_2$/KCl 5:1 ist, usw. Wenn von der Konzentration der Mischlösung die Rede ist, so wurde die Stammlösung als Einheit angenommen und die niedere Konzentration im Bruchteil bezeichnet.

Die Konzentrationsabstufungen wurden bei einzelnen Versuchen verschieden gewählt. Bei weit geöffneten Stomata beträgt sie etwa 8–12 Atmosphären, während sie bei geschlossenen unter 4 Atmosphären liegt. Man kann die Abstufungen für allzugrob im Vergleich mit denjenigen der üblichen plasmolytischen Arbeiten halten (DE VRIES '84, FITTING '15, BÄRLUND '29 usw.). Bei den Schliesszellen ist dies aber aus technischen Gründen unvermeidlich oder sogar unentbehrlich. Mit feinerem Konzentrationsunterschied zu arbeiten bei einem Material, welches so grosse osmotische Druckschwankungen aufweist wie Stomata, ist unmöglich. Solche Arbeitsweise beansprucht nicht nur viele Präparate, sondern auch eine lange Zeit zu ihrer Anfertigung und Beobachtung. Der Öffnungszustand kann indessen schon eine unabsehbare Veränderung erfahren. Die Dimension des Blattes ist auch hier begrenzt. Man kann aus einem Blatte höchstens 20 oder 25 Epidermisstücke anfertigen.

5) Bestimmung des grenzplasmolytischen Wertes

Der grenzplasmolytische Wert wurde derart bestimmt, indem ich zwei nebeneinanderstehende Konzentrationen aufsuchte, in einer von welchen sich mehr als die Hälfte und in der anderen weniger als die Hälfte der Schliesszellen im plasmolysierten Zustand befand. Dann wurde der Prozentsatz der plasmolysierten Schliesszellen bestimmt. An einem Schnitte wurden mehr als 30, meistens 50 oder noch mehr Stomata —also als Schliesszellen mehr als 100—untersucht. Die Konzentration, bei welcher 50% der Schliesszellen Plasmolyse aufweist, lässt sich nach der Formel

$$O_g = C_1 + (C_2 - C_1)\,\frac{50-b}{a-b}$$

berechnen, wobei C_2 sowie C_1 höhere bzw. niedere Konzentrationen, a den Prozentsatz der plasmolysierten Schliesszellen bei den ersteren und b bei den letzteren darstellen. Der grenzplasmolytische Wert wurde aus dem erhaltenen O_g-Werte und

aus den C_1 und C_2 entsprechenden, aus der Gefrierpunkterniedrigung bestimmten osmotischen Drucken, P_1 und P_2 durch Interpolation berechnet.[1]

6) Messung der Volumveränderung und der Saugkraft der Schliesszellen

Bei der Berechnung anderer osmotischer Zustandsgrössen aus der Saugkraft des Zellinhalts bei der Grenzplasmolyse ist es erforderlich, die Volumveränderung bei der Plasmolyse zu kennen. Die Volummessung solcher kompliziert gestalteten Zellen wie die Schliesszellen ist von grosser Schwierigkeit. Da die Höhe der Schliesszellen von *Zebrina pendula* sich bei der Bewegung nicht merklich verändert, ist es gestattet, die optische Fläche derselben als ein Masstab des Volumens zu nehmen, wie URSPRUNG und BLUM ('24) bei *Convallaria majalis* getan haben.

Die Richtung der Volumveränderung, die der direkten Messung der Saugkraft zugrundeliegt, kann man unter der Voraussetzung leicht erfassen, dass bei allen Öffnungszuständen jede Erweiterung der Spalte die Zunahme und, umgekehrt jede Verschmälerung die Abnahme des Volumens der Schliesszellen anzeigt[2]. Dabei kann man durch Messung der Spaltweite, die sich leicht und genau ausführen lässt, auf die Richtung der Volumveränderung der Schliesszellen Rückschlüsse ziehen. Damit haben wir eine leicht zugängliche Methode zur direkten Ermittlung der Saugkraft vor uns, indem wir die Schnitte in Lösungen verschiedener Konzentration bringen und die jeweilige Spaltweite bestimmen.

In einer bestimmten Konzentration, deren osmotischer Druck der Saugkraft der Schliesszellen gleich ist, würde die ursprüngliche Spaltweite unverändert bleiben. Bei Versuchen mit grosser Konzentrationsabstufung wird sie bei einer Konzentration enger und bei der darauffolgenden niederen grösser als die Spaltweite am Blatte vor dem Versuche. Um die Saugkraft zu berechnen, habe ich hier angenommen, dass die Veränderung der Spaltweite umgekehrt proportional dem Druckunterschied vor sich geht. Durch eine der auf Seite 261 angeführten ähnlichen Überlegung kann man leicht aus den Spaltweiten in zwei nebeneinanderstehenden Konzentrationen und aus dem Druckunterschied derselben die Saugkraft der Schiesszellen im anfänglichen Zustand, also *Sz*, leicht berechnen.

---

(1) P wurde bei KCl, $CaCl_2$ und K_2SO_4 aus den Daten von LANDOLT-BÖRNSTEIN berechnet, sonst jedoch der Arbeit von URSPRUNG ('38) entnommen und bei den Mischlösungen durch Kryoskopie experimentell bestimmt.

(2) Man kann aus der Tatsache, dass die Spaltöffnungsbewegung eine Turgorerscheinung darstellt, diese Voraussetzung als berechtigt anerkennen. Bei *Zebrina pendula*, bleibt die Höhe der Schliesszellen fast unverändert und die Fläche derselben wird unter dem Mikroskop mit zunehmender Spaltweite grösser. Dies wurde an vielen Abbildungen einzelner Stomata planimetrisch bestätigt.

7) Bewertung des erhaltenen grenzplasmolytischen Wertes

Die erwähnte Bestimmung von Si_g ist mit vielfachen Fehlerquellen belastet. Erstens wird in der Formel angenommen, dass die Zahl der plasmolysierten Zellen zwischen C_1 und C_2 linear ansteigt, was der Wirklichkeit nicht ganz entspricht. Zweitens zeigt der erhaltene Prozentsatz, wie durch wiederholte Beobachtung desselben Präparats hervorging, einen Fehler von etwa 5%, der sich bei der Berechnung erheblich vergrössern kann. Dies ist besonders dann der Fall, wenn a und b in der Formel sich nicht stark voneinander unterscheiden. Im günstigsten Falle kann man a=100 und b=0 erwarten, was sehr oft nicht der Fall ist, obwohl ich der Entnahme des Versuchsblattes besondere Achtung schenkte und den Konzentrationsunterschied ungewöhnlich gross gewählt hatte. Man findet oft unter den plasmolysierten Schliesszellen vereinzelte weit geöffnete oder umgekehrt. Wenn a und b nicht mehr als 30% verschieden waren, wurde das Experiment verworfen. Diese Fehlerquelle wird durch die Ungleichmässigkeit des benutzten Materials verursacht oder ist auf andere mit der Versuchsanordnung verknüpfte, heute noch nicht übersehbare Ursachen zurückzuführen. Solche Misserfolge sind besonders oft bei alten Blättern sowie am späten Nachmittag und auch dann anzutreffen, wenn eine lange Zeit zwischen dem Abpflücken des Blattes und dem Anfertigen der Schnitte verstrichen ist.

Ausserdem kommt noch eine andere Fehlerquelle hinzu. Wie oft von vielen Autoren bemerkt wurde, kann das stomatäre Verhalten einunddesselben Blattes auch an verschiedenen Teilen des Blattes verschieden sein. Flächenschnitte der Epidermis wurden daher aus dem Blattfelde genommen, doch lässt es sich oft nicht umgehen, besonders, wenn das Blatt klein ist und viele Schnitte erforderlich sind, dass auch der Rand oder Spitzenteil mit zur Untersuchung gelangt, was zu Fehlern Ursache gibt. Dieser Umstand macht es schwierig, den Fehler zahlenmässig anzugeben. Es stellte sich aber experimentell heraus, dass man einen etwa $1/2 (C_2-C_1)$ entsprechenden Druck als möglichen Fehler ausser Acht lassen darf. Wenn es sich beim Vergleich der Plasmolytika um einen kleineren Unterschied handelte, so wurde der Versuch möglichst oft wiederholt, um sicherzustellen, ob der Unterschied ein systematischer war oder nicht. Um für die Auswertung der Resultate einen Anhaltspunkt zu geben, wurde in der vorliegenden Arbeit nötigenfalls der Druckunterschied der beiden Konzentrationen, zwischen denen der erhaltene Wert liegt, in Klammern beigefügt; so ist unter Si_g (KCl)=18.6 (3.6) Atm. zu verstehen, dass der grenzplasmolytische Wert, geprüft mit KCl-Lösungen, deren osmotischer Druckunterschied 3.6 Atm. ist, 18.6 Atm. beträgt.

III. Erster Teil: Das plasmolytische Verhalten der Schliesszellen

A. Vergleich der mit KCl, $CaCl_2$ und Rohrzucker erhaltenen grenzplasmolytischen Werte

Aus der Übersicht der Angaben früherer Forscher ergibt sich, dass bei den Schliesszellen die Alkali-Salze im allgemeinen einen weitaus höheren grenzplasmolytischen Wert abgeben als $CaCl_2$ und Rohrzucker.(1) Daher habe ich bei den Orientierungsversuchen die Si_g-Werte, die durch verschiedene Plasmolytika, insbesondere durch KCl, $CaCl_2$ und Rohrzucker erhalten wurden, miteinander verglichen. Aus technischen Gründen wurden nur je zwei Plasmolytika gleichzeitig mit aus einem Blatte angefertigten Schnitten untersucht. Die Konzentrationsabstufungen waren meistenfalls bei KCl 0.2 Mol, bei Rohrzucker 0.1 Mol und bei $CaCl_2$ 0.05 Mol für weit geöffnete Stomata; und je 0.05 Mol, 0.02 Mol und 0.01 Mol für geschlossene.

1) Weit geöffnete Stomata von *Zebrina pendula*

Die Ergebnisse mit KCl und $CaCl_2$ bei weit geöffneten Stomata sind in Tabelle 5 angegeben. Bei Blatt I beträgt die Spaltweite vor dem

TABELLE 5. Si_g(KCl) und Si_g($CaCl_2$) der Schliesszellen weit geöffneter Stomata von *Zebrina pendula*. Druckunterschied der Lösungen, KCl: ca. 8 Atm., $CaCl_2$: ca. 3 Atm.

Blatt Nr.	I	II	III	IV	V
Spaltweite in	18.0	21.7	23.0	18.6	13.3
nach 10–15':					
Si_g(KCl)	54.0	46.6	44.0	29.6	24.9
Si_g($CaCl_2$)	16.7	13.4	7.6	6.6	7.4
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	3.2	3.4	5.8	4.5	3.4
nach 39':					
Si_g(KCl)	60.2	56.2	44.6	32.4	27.1
Si_g($CaCl_2$)	9.5	5.9	7.3	4.4	4.4
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	6.3	9.5	6.1	7.4	6.2

(1) Die einzige Ausnahme in der Literatur macht die Angabe von ILJIN ('22e), der bei den durch Wasserentzug zum Öffnen gebrachten Stomata einen ebenso hohen Wert mit Rohrzucker wie auch mit NaCl erhielt. Wir können hier jedoch wohl von einer Berücksichtigung derselben absehen, weil es sich, meiner Meinung nach, nicht um eine normale, sondern um eine pathologische Erscheinung handelt.

Versuche im Durchschnitt 18.0 μ. 10 bis 15 Minuten nach Einlegen der Schnitte in KCl-Lösung lag die grenzplasmolytische Konzentration zwischen 1.2 und 1.4 Mol. In 1.4 Mol befanden sich bei 39 unter 64 Stomata die beiden Schliesszellen, bei 14 Stomata nur 1 Schliesszelle plasmolysiert und die übrigen 11 Stomata blieben schwach geöffnet, ohne plasmolysiert zu werden. Hier zeigten 92 unter 128 Schliesszellen, also 71.9% Plasmolyse. In der nächst niedrigeren Konzentration, d.h. 1.2 Mol, wurden nur 4 Schliesszellen unter 126, also 3%, im plasmolysierten Zustand gefunden. Aus beiden Prozentsätzen können wir nach der Formel die Konzentration berechnen, in denen die Hälfte der gesamten Schliesszellen plasmolysiert werden würde und zwar ist sie 1.34 Mol und entspricht einem Si_g von 54.0 Atm. Von dieser Konzentration an abwärts waren die Spaltöffnungen mit abnehmender Konzentration immer weiter geöffnet bis zu 0.2 Mol. Mit $CaCl_2$-Lösung bekommt man bei einunddemselben Blatte einen Si_g-Wert von 16.7 Atm.

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, unterscheiden sich Si_g (KCl) und Si_g ($CaCl_2$) sehr erheblich, indem das erstere ein Mehrfaches des letzteren beträgt. Obwohl wegen den grossen Konzentrationsabstufungen der Plasmolytika—bei KCl ca. 8 und bei $CaCl_2$ ca. 3 Atm.—die erhaltenen Werte mit ziemlich grossen Fehlern behaftet sind, ist doch der Unterschied klar und deutlich. Dass die Unstimmigkeit nicht etwa durch die Schwierigkeit des Abhebens des Protoplasmas von der Zellwand in KCl verursacht wird, zeigen die immer grösser werdenden Spaltweiten in niederen Konzentrationen.(1)

Von grösster Bedeutung für die Bestimmung von Si_g ist der Zeitpunkt der Beobachtung. 10 bis 15 Minuten nach Einlegen der Schnitte in die Lösung erreicht das Verhältnis Si_g (KCl)/Si_g ($CaCl_2$) 3.2 bis 5.8, nach 1½ Stunden steigt es auf 6.1 bis 9.5, indem Si_g($CaCl_2$) eine Abnahme und Si_g(KCl) eine Zunahme erfährt.

Betrachtet man die Werte der einzelnen Blätter, so kann man sehen, dass zu demselben Zeitpunkt Si_g (KCl) mit Si_g ($CaCl_2$) ungefähr

---

(1) Wie im methodischen Teil hervorgehoben wurde, schliessen sich die plasmolysierten Schliesszellen nicht immer vollkommen, sondern können noch ein wenig geöffnet sein. Sie zeigen also eine "Restöffnung." Die Grösse derselben hängt erstens von der ursprünglichen Spaltweite vor dem Versuche ab. Je weiter die Stomata geöffnet gewesen sind, desto grösser ist sie. Zweitens hängt sie sowohl von der Geschwindigkeit des Turgorverlustes der Schliesszellen bei der Plasmolyse als auch von der Einwirkungsdauer der Lösung ab. Bei langsamem Eintritt der Plasmolyse ist sie gross und wird mit der Zeit immer kleiner. Die Natur des Plasmolytikums und die Konzentration desselben sind auch nicht ohne Bedeutung. Diese Erscheinung steht wohl mit der Hystheresis der Schliesszellenwand in engem Zusammenhang, eine Erscheinung, die auf die physikalische Beschaffenheit der Zellwand der Stomata ein Licht werfen könnte. Dieselbe wurde hier nicht weiter untersucht, weil dazu eine besondere Untersuchung nötig ist.

parallel geht. Die Schliesszellen mit grossem Wert des ersteren zeigen auch einen grossen Wert des letzteren. Man kann aber kaum einen engen Zusammenhang zwischen der Spaltöffnungsweite und Si_g bemerken, eine Erscheinung, die auf den Turgeszenzgrad des Blattes zurückzuführen ist und die ich weiter unten gesondert erörtern möchte.

In beiden Plasmolytika lässt sich auch ein deutlicher Unterschied, sowohl in dem Plasmolyseverlauf als auch in der Plasmolyseform, bemerken. Die Plasmolyse mit KCl tritt sofort nach Einlegen der Schnitte in die Lösung ein und die plasmolysierte Schliesszelle sieht so aus, als ob sie quer mit schmalen, ziemlich unregelmässigen Bändern gestreift wäre. Nähere Beobachtung zeigt uns, dass hier zahlreiche, schmale positive Plasmolyseorte mit negativen abwechselnd, senkrecht zur Längsachse der Zelle stehen. Davon kann man sich leicht durch Betrachtung der Rückenwand der Zelle überzeugen, wo der Umriss des plasmolysierten Protoplasts stark wellig erscheint (Fig. h, Tafel I).

Das Bild ist ein extremer Fall von Krampfplasmolyse. Es verändert sich sehr schnell, indem die Anordnung der Streifen der negativen und positiven Plasmolyseorten sehr unregelmässig wird. Ein Übergehen in die konvexe Plasmolyseform lässt sich nicht beobachten. Mit der Zeit tritt eine Deplasmolyse ein, die im Vergleich mit derjenigen der unten geschilderten geschlossenen Stomata sehr langsam verläuft.

In konzentrierter $CaCl_2$-Lösung tritt sofort Krampfplasmolyse auf. Mit abnehmender Konzentration tritt die Plasmolyse später ein, bis sie in der niedrigsten Konzentration erst nach einigen Stunden erreicht wird. Die Spalte verschmälert sich allmählich und nun lässt sich ein Entmischungsvorgang im Zellsaft beobachten. Zuerst trübt sich der Zellsaft, indem später zahlreiche Tröpfchen oder unregelmässige Gebilde auftreten. Das Abheben der Plasmahaut von der Zellwand geht zuerst an den beiden Polen vor sich und schreitet über auf die Rückenwand der Schliesszellen. Die Plasmolyse ist anfangs stets konkav, geht aber früher oder später in konvexe Form über. Dies geschieht desto früher, je näher die Lösung der grenzplasmolytischen Konzentration steht; dagegen tritt sie in der höheren erst später ein (DERRY '29). Mit schreitender Plasmolyse ballt sich der Zellsaftraum sehr stark, bis beiderseits des Kerns zwei stark lichtbrechende Tropfen gebildet werden. Diese sind sehr auffallend, sodass man die Spaltöffnungsapparate 4 lichtbrechende Tropfen enthalten sieht (Fig. j, Taf. I). Ausser den grossen kann man bei eingehenderer Beobachtung noch kleinere oder ganz winzige erkennen, die sich zerstreut um den grossen scharen. Es fehlt auch nicht an Fällen, wo nicht zwei, sondern drei oder noch mehr, ziemlich grosse Tropfen zustandekommen.

Der Vergleich von Si_g (KCl) und Si_g (Rohrzucker) ist in Tabelle 6 gezeigt. Hier tritt auch ein äusserst beträchtlicher Unterschied der beiden Werte auf. Die Schliesszellen zeigen in Zuckerlösung einen

TABELLE 6. Si_g(KCl) und Si_g(Rohrzucker) der Schliesszellen weit geöffneter Stomata von *Zebrina pendula*. Druckunterschied der Lösungen, KCl: 8 Atm., Rohrzucker: 3 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in	20.5	19.7	17.7	16.9	14.0
Si_g(KCl)	51.2	59.9	46.7	45.4	37.2
Si_g(Rohrzucker)	9.4	9.1	9.4	9.9	6.5
$\frac{Si_g(\text{KCl})}{Si_g(\text{Rohrzucker})}$	5.4	6.6	5.0	4.6	5.7

niederen grenzplasmolytischen Wert, indem das Verhältnis Si_g(KCl)/Si_g (Rohrzucker) von 4.6 bis 6.6 beträgt.

Das Verhalten der Schliesszellen in Rohrzuckerlösung ist dasselbe wie in $CaCl_2$-Lösung. Vergleicht man Si_g ($CaCl_2$) und Si_g (Rohrzucker) einunddesselben Blattes der Tabelle 7, so kann man keinen systematischen Unterschied bemerken. Die Abweichung der beiden Werte ist unbedeutend und liegt, in Anbetracht der Druckabstufungen der benutzten Lösungen—ca. 3 Atm.—, innerhalb der Fehlergrenze. 15 bis 20 Minuten nach Versuchsbeginn ist Si_g ($CaCl_2$) bei zwei Blättern grösser und bei zwei anderen kleiner und bei einem gleich wie bei Si_g (Rohrzucker). Nach einer Stunde ist in drei Fällen Si_g ($CaCl_2$) und in zwei Fällen Si_g (Rohrzucker) grösser.

TABELLE 7. Si_g($CaCl_2$) und Si_g(Rohrzucker) der Schliesszellen von *Zebrina pendula* im geöffneten Zustand. Druckunterschied der Lösungen: ca. 3 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	20.9	22.6	22.3	25.7	26.3
nach 15–20':					
Si_g($CaCl_2$)	7.4	6.8	9.7	10.3	10.3
Si_g(Rohrzucker)	9.0	6.8	7.8	9.4	10.7
$\frac{Si_g(CaCl_2)}{Si_g(\text{Rohrzucker})}$	0.82	1.00	1.24	1.10	0.99
nach 60':					
Si_g($CaCl_2$)	7.1	4.4	7.3	7.8	5.4
Si_g(Rohrzucker)	6.8	5.3	6.7	6.7	7.3
$\frac{Si_g(CaCl_2)}{Si_g(\text{Rohrzucker})}$	1.04	0.83	1.09	1.16	0.74

In NaCl-, und KNO_3-Lösung ergibt sich ebenso hohes Si_g, während sich in Glukose-Lösung ein niedrigerer Wert beobachten lässt. Wir haben hier zwei Substanzgruppen, von denen die eine sehr hohe und die andere niedrige Si_g-Werte ergibt.

2) Geschlossene Stomata von *Zebrina pendula*

Plasmolysiert man die geschlossenen Spaltöffnungen mit $CaCl_2$, KCl und Rohrzucker, so stellt sich heraus, dass die Werte nicht so stark wie bei den geöffneten voneinander abweichen. Sie liegen meistenfalls unter 10 Atm., wenn die Bestimmung 15–20 Minuten nach Eintauchen vorgenommen wird. Hier kann man jedoch einen systematischen Unterschied zwischen KCl- und anderen Lösungen nicht verkennen. Der KCl-Wert liegt nämlich immer höher als die andern beiden. Wie man aus Tabelle 8 ersehen kann, verhält sich Si_g ($CaCl_2$) zu Si_g (KCl) wie 1:1.1–2.1. Si_g (Rohrzucker) ist auch immer ein wenig kleiner als Si_g (KCl).

TABELLE 8. Si_g(KCl) und Si_g($CaCl_2$) der Schliesszellen vollkommen geschlossener Stomata von *Zebrina pendula*. Druckunterschied der Lösungen, KCl: 0.4 Atm. $CaCl_2$: 0.6 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Si_g(KCl)	5.6	5.2	5.5	6.4	7.0
Si_g($CaCl_2$)	4.5	4.1	4.9	3.8	3.3
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	1.24	1.27	1.12	1.68	2.12

Die Plasmolyseform in $CaCl_2$ weicht von der im weit geöffneten Zustand nicht wesentlich ab. Ein Unterschied lässt sich nur insofern beobachten, dass die konvexe Plasmolyseform bei geschlossenen Stomata früher erreicht wird, also die Plasmolysezeit kleiner ist. Beiderseits des Kerns kommen auch zwei lichtbrechende Tropfen zustande. In KCl-Lösung hebt sich das Protoplast von der Polen- und Rückenwand mit beträchtlich grosser Fläche vom positiven Plasmolyseort ab und geht später in konvexe Form über. Die letztere kann auch scheinbar dadurch zustandekommen, dass sich das stark kontrahierte, konkave Protoplast durch die Deplasmolyse im Volumen vergrössert. Dadurch wird das Protoplast konvex, sodass man nicht mit Sicherheit sagen kann, ob sie primär durch die Plasmolyse oder sekundär durch die Deplasmolyse zustandekommt. In KCl tritt niemals die typische Tropfenbildung auf, doch der Saftraum beiderseits des Kerns ist mehr lichtbrechend als der übrige Teil der Vakuole, was als eine Vorstufe der Tropfenbildung oder eine Form von weiter unten näher zu erörternder Entmischung aufzufassen ist. Dies lässt sich nur bei geschlossenen oder mässig geöffneten, nicht aber bei weit geöffneten Schliesszellen beobachten.

3) Stomata von *Commelina communis, Rumex acetosa* und *Vicia Faba*

Um zu untersuchen, ob der oben angeführte Unterschied von Si_g mit verschiedenen Plasmolytika auch bei anderen Pflanzen anzutreffen ist

oder nur für *Zebrina pendula* eigentümlich ist, habe ich die weit geöffneten Stomata von *Rumex acetosa, Commelina communis* und *Vicia Faba* zur Untersuchung gezogen und die Ergebnisse in Tabelle 9 und 10 zusammengestellt.

TABELLE 9. Si_g(KCl) und Si_g($CaCl_2$) der Schliesszellen weit geöffneter Stomata. Druckunterschied der Lösungen, KCl: ca. 8 Atm., $CaCl_2$: ca. 3 Atm.

a: *Commelina communis.*

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	17.6	22.6	23.3	26.1	26.0
Si_g(KCl)	54.5	61.0	55.4	73.6	70.6
Si_g($CaCl_2$)	8.7	8.8	8.7	8.5	7.7
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	6.3	7.0	6.4	8.7	9.2

b: *Rumex acetosa.*

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	10.1	10.2	11.8	—	—
Si_g(KCl)	23.6	39.4	51.4	44.5	55.0
Si_g($CaCl_2$) (1)	7.7	10.0	7.4	9.1	15.2
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	3.1	3.9	7.0	4.9	3.6

c: *Vicia Faba.*

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	15.5	9.1	9.5	8.8	8.8
Si_g(KCl)	52.5	34.9	54.2	44.3	46.4
Si_g($CaCl_2$)	26.1	19.5	29.7	22.6	19.7
$\frac{Si_g(KCl)}{Sig(CaCl_2)}$	2.0	1.8	1.8	2.0	2.4

(1) Druckunterschied: ca. 6 Atm.

Bei allen Pflanzen liegt Si_g(KCl) immer viel höher als Si_g($CaCl_2$) und Si_g (Rohrzucker). Das Verhältnis Si_g(KCl)/Si_g($CaCl_2$) beträgt bei *Commelina* 6.3–9.2, bei *Rumex* 3.1–7.0 und bei *Vicia* 1.8–2.4. Das Verhältnis Si_g(KCl)/Si_g(Rohrzucker) ist bei *Commelina* 4.7–10.0 und bei *Rumex* 4.0–4.9. Wir können also sehen, dass die Unstimmigkeit der Si_g-Werte mit verschiedenen Plasmolytika auch bei den anderen Pflanzen verschiedener Verwandschaftskreise anzutreffen ist. Doch besteht hier ein quantitativer Unterschied bei einzelnen Pflanzen. Die Schliesszellen von *Vicia Faba* zeigen, mit anderen Arten verglichen, ein verhältmassig hohes Si_g($CaCl_2$).

TABELLE 10. Si_g(KCl) und Si_g(Rohrzucker) der Schliesszellen weit geöffneter Stomata. Druckunterschied der Lösungen, KCl: ca. 8 Atm., Rohrzucker: ca. 3 Atm.

a: *Commelina communis.*

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	24.0	30.6	32.0	29.9	28.8
Si_g(KCl)	46.7	60.4	67.5	61.9	66.4
Si_g(Rohrzucker)	9.7	6.8	6.7	6.7	6.7
$\frac{Si_g(\text{KCl})}{Si_g(\text{Rohrzucker})}$	4.7	8.9	10.0	9.2	9.9

b: *Rumex acetosa.*

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	10.6	8.6	14.4	13.8	9.5
Si_g(KCl)	44.7	44.5	68.1	52.6	36.6
Si_g(Rohrzucker)	10.1	11.0	13.8	11.7	9.1
$\frac{Si_g(\text{KCl})}{Si_g(\text{Rohrzucker})}$	4.4	4.1	4.9	4.5	4.0

Der genauen Bestimmung von Si_g(Rohrzucker) bei *Vicia* stellt sich eine Schwierigkeit entgegen durch den Umstand, dass wegen des grossen Lichtbrechungsindexes der konzentrierten Rohrzuckerlösung das Abheben des Protoplasten von der Zellwand sich nicht leicht einwandfrei konstatieren lässt. Die Beobachtung der Spaltweite verrät aber, dass auch hier Si_g etwa in der Grössenordnung von Si_g ($CaCl_2$) liegt.

Bei geschlossenen Spaltöffnungen steht bei allen genannten Pflanzen Si_g(KCl) immer über Si_g($CaCl_2$) und Si_g(Rohrzucker), obwohl hier der Unterschied nicht so sehr ausgeprägt wie bei den geöffneten hervortritt. Auch das Verhalten von *Zebrina pendula* macht hier keine Ausnahme.

B. Anatonose in KCl- und Katatonose in $CaCl_2$-bzw. Rohrzuckerlösungen

Nachdem wir die Unstimmigkeit der grenzplasmolytischen Werte mit verschiedenen Plasmolytika kennen gelernt haben, sind wir in der Lage, sie zur Kritik zu ziehen und ein Plasmolytikum zur Bestimmung der richtigen Werte herauszufinden. Seit den Untersuchungen von ILJIN ('22 a, b und c.) wissen wir, dass die Plasmolyse der Schliesszellen in Alkalisalz-Lösungen allmählich zurückgeht und sich die Öffnungsbewegung einstellt. Es wurde nun untersucht, inwieweit der grenzplasmolytische Wert durch die Anatonose beeinflusst wird. Bestimmt man mit KCl, $CaCl_2$ und Rohrzucker den grenzplasmolytischen Wert, so liegt, wie schon angegeben wurde, Si_g(KCl) immer höher als Si_g($CaCl_2$)

und Si_g(Rohrzucker). Von grosser Bedeutung ist hier der Zeitpunkt der Beobachtung, gerade wie bei den geöffneten Stomata. Wie aus dem in Tabelle 11 wiedergegebenen Versuche hervorgeht, liegt $O_g(CaCl_2)$ im Augenblick der Immersion zwischen 0.07 und 0.08 Mol, d.h. $Si_g(CaCl_2)$ zwischen 4.1 und 4.7 Atm. Nach 5 Minuten, zu welchem Zeitpunkt erst der Prozentsatz der plasmolysierten Zellen bestimmt werden konnte, ist Si_g 4.1 Atm. und sinkt nach 15 Minuten zu 3.8 Atm. ab, um dann weiter

TABELLE 11. Veränderung von Si_g(KCl) und $Si_g(CaCl_2)$ der Schliesszellen von *Zebrina pendula* im geschlossenen Zustand in bestimmten Zeitabständen nach dem Eintauchen.

Beobachtet nach	30″	5′	15′	30′
Si_g(KCl)	3.3–4.2	4.9	6.9	12.4
$Si_g(CaCl_2)$	4.1–4.7	4.1	3.8	3.7
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	——	1.20	1.82	3.26

sehr schwach abzunehmen. Si_g(KCl), das an der anderen Hälfte desselben Blattes bestimmt wurde, lag sofort nach dem Eintauchen zwischen 0.08 und 0.1 Mol, d.h. Si_g(KCl) zwischen 3.3 und 4.2 Atm. Es nimmt mit der Zeit beständig zu, indem es nach 5, 15 und 30 Minuten je 4.9, 6.9 und 12.4 Atm. erreicht. Es ist sehr überraschend, dass die Deplasmolyse so schnell vor sich geht. Mit dem Rückgang der Plasmolyse kommt die schmale Spalte zum Vorschein, die allmählich weiter wird. Si_g(KCl) und $Si_g(CaCl_2)$ stimmen nur im ersten Augenblicke des Einlegens der Schnitte miteinander überein und weichen mit der Zeit immer stärker voneinander ab. Dass der Anstieg von Si_g(KCl) nicht nur durch das Eindringen des Plasmolytikums in die Schliesszellen, sondern auch durch die vom eingedrungenen Salz hervorgerufene Anatonose verursacht ist, geht—wie von vielen Autoren hervorgehoben—aus der Öffnungsbewegung der zuerst plasmolysierten Stomata deutlich hervor. Hier dringt KCl recht leicht in die Schliesszellen ein und ruft Anatonose hervor. In welchem Masse der tiefste Wert mit KCl, der sich sofort nach Immersion beobachten lässt, durch unvollständiges Gleichgewicht der Saugkraft zwischen der Zelle und der Lösung oder durch die schon dazwischen eingetretene Anatonose beeinflusst wird, können wir nicht entscheiden. In $CaCl_2$ erreicht die Plasmolyse erst spät einen Gleichgewichtszustand. Die Druckabnahme ist dabei aber geringfügig, sodass wir zu dem Schluss neigen, dass bei geschlossenen Stomata nicht Si_g(KCl) sondern $Si_g(CaCl_2)$ dem richtigen, wahren Werte näher stehen muss.

Im Gegensatz zu den geschlossenen schreitet die Deplasmolyse der weit geöffneten Schliesszellen recht langsam voran, sodass man sie während kurzer Zeit nur schwer wahrnehmen kann. Bei mittelweit

geöffneten Stomata geht sie mit mässig grosser Geschwindigkeit vor sich. In $CaCl_2$-Lösung fällt Si_g der Schliesszellen weit geöffneter Stomata mit der Zeit immer mehr ab, um erst nach einigen Stunden zum tiefsten Wert zu gelangen. Aus einem Versuche ergaben sich folgende Werte: nach 3′ grösser als 31.2, nach 10′ 7.6, nach 45′ 6.4, nach $1^h30'$ 5.3, nach $2^h10'$ 4.1, nach $3^h40'$ 2.9 Atm. und dann unverändert. Wie aus Tabelle 12 hervorgeht, stimmen die Si_g-Werte mit KCl und $CaCl_2$ nur im ersten Augenblicke des Einlegens der Schnitte miteinander überein.

TABELLE 12. Plasmolyse-Verlauf der Schliesszellen geöffneter Stomata von Zebrina pendula in KCl- und $CaCl_2$-Lösungen.

Beobachtet nach		30″	2′	5′	15′
O_g	KCl	1.8–1.6	1.8–1.6	1.8–1.6	1.64
	$CaCl_2$	1.2–1.0	0.9–0.8	0.4–0.3	0.17
Si_g	KCl	73.6–65.1	73.6–65.1	73.6–65.1	85.1
	$CaCl_2$	90.5–70.7	61.5–54.3	24.4–17.9	9.9

Die osmotische Wirksamkeit des Inhalts der Schliesszellen in KCl kann durch zweierlei Ursachen erhöht werden; erstens durch das eingedrungene Salz und zweitens durch die vom eingedrungenen Salz hervorgerufene Anatonose. Um zu wissen, inwieweit der hohe Wert mit KCl im geöffneten Zustand durch hohe Durchlässigkeit für Plasmolytikum verursacht wird, habe ich auf Grund folgender Überlegungen einige Experimente angestellt. Mischt man ein nicht permeierendes Plasmolytikum mit einem leicht permeierenden, so wirkt das Gemischplasmolytikum ebenso stark osmotisch wie das nicht permeierende, vorausgesetzt, dass das erstere blitzschnell bis zum Konzentrationsausgleich in die Zelle eindringt und die beiden Komponenten in ihrem Permeieren unabhängig sind.(1) Wir nahmen hier an, dass die Permeabilität der Schliesszellen geöffneter Stomata für KCl unbegrenzt gross und für $CaCl_2$ gleich Null ist. Unter dieser Annahme wirkt nur $CaCl_2$ in Gemisch-Lösung osmotisch. Bei einem Blatte wurde Si_g mit $CaCl_2$, und gleichzeitig mit der binären Gemisch-Lösung von $CaCl_2$ und KCl, bei welcher das erstere variiert und das letztere bei allen Konzentrationsabstufungen unverändert bleibt, geprüft. Trifft die oben angeführte Annahme zu, so wirkt in dem Gemische KCl nicht osmotisch und man könnte erwarten, dass $Si_g(CaCl_2 + 0.2\ KCl)$ dem $Si_g(CaCl_2)$ höchstens um einen 0,2 Mol KCl entsprechenden Druck, d.h. ca. 8 Atm. überlegen ist. Dies ist aber nicht der Fall,

(1) Diese Annahme trifft freilich bei den Salzen in Wirklichkeit nicht zu. Erstens ist die Permeabilität der meisten pflanzlichen Zellen für Ionen geringfügig; zweitens wird dieselbe für Alkalisalzen durch kleine Mengen zugesetzter Erdalkalisalze besonders von $CaCl_2$, stark herabgesetzt (HÖBER '26, GELLHORN '29 usw.).

wie aus Tabelle 13 ersichtlich ist. $Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$ steht sehr hoch über $Si_g(CaCl_2)$. Dass das erstere und $Si_g(KCl)$ innerhalb der Fehlergrenze gleich ist, geht aus Tabelle 14 hervor. Auch mit der Lösung $(CaCl_2+0.2\,KCl)$ und $(CaCl_2+0.6\,KCl)$ lässt sich kein systematischer Unterschied beobachten (Tabelle 15). Die Menge von zugesetztem KCl

TABELLE 13. $Si_g(CaCl_2)$ und $Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$ der Schliesszellen geöffneter Stomata von *Zebrina pendula*. Druckunterschied der Lösungen, $CaCl_2$: ca. 6 Atm., $CaCl_2+0.2\,KCl$: ca. 11 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	28.4	21.4	20.2	24.1	21.0
$Si_g(CaCl_2)$	8.7	8.0	10.3	7.6	10.0
$Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$	72.7	41.6	30.1	72.9	64.5
$\frac{Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)}{Si_g(CaCl_2)}$	8.9	5.2	2.9	9.6	6.5

TABELLE 14. $Si_g(KCl)$ und $Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$ der Schliesszellen weit geöffneter Stomata von *Zebrina*. Druckunterschied der Lösungen, KCl: 8 Atm., $CaCl_2+0.2\,KCl$: 11 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	23.0	28.8	19.7	22.1	22.4
$Si_g(KCl)$	51.3	60.8	47.5	56.1	73.6
$Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$	49.5	69.9	47.3	50.0	71.6
$\frac{Si_g(KCl)}{Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)}$	1.04	0.87	1.00	1.12	1.03

TABELLE 15. $Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$ und $Si_g(CaCl_2+0.6\,KCl)$ Schliesszellen weit geöffneter Stomata von *Zebrina*. Druckunterschied der Lösungen, $CaCl_2+0.2\,KCl$: 11 Atm., $CaCl_2+0.6\,KCl$: 6.5 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	23.7	26.0	22.6	20.5	20.3
$Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)$	68.1	77.1	38.7	71.0	41.6
$Si_g(CaCl_2+0.6\,KCl)$	74.0	77.0	32.1	72.4	45.5
$\frac{Si_g(CaCl_2+0.6\,KCl)}{Si_g(CaCl_2+0.2\,KCl)}$	1.09	1.00	0.83	1.02	1.09

ist also für die Grösse von Si_g fast belanglos. Der Zusatz von 0.1 Mol KCl genügt schon, um den hohen Wert zu ergeben, wie man aus Tabelle 26 ersehen kann. Will man den hohen Wert mit Gemisch-Lösungen durch grosse Durchlässigkeit der Schliesszellen für Plasmolytikum erklären, so käme man zu dem Schluss, dass der Protoplast der Schliesszellen in Gegenwart von kleiner Menge KCl für $CaCl_2$ stark durchlässig wird;

eine Schlussfolgerung, die anhand einer ungeheure Fülle von Untersuchungen über Salzpermeabilität undenkbar ist.

Wir haben jedoch noch zwei Möglichkeiten, die Erscheinung zu erklären. 1) Der hohe Wert mit der Lösung $CaCl_2$+KCl könnte auf die durch die kleine Menge vom eingedrungenen KCl hervorgerufene Anatonose zurückzuführen sein, die blitzschnell vor sich geht, und deren Grösse von der Konzentration von KCl unabhängig ist. Wie weiter unten ausgeführt werden wird, ist die Geschwindigkeit der Anatonose bei den geschlossenen Schliesszellen recht langsam und stark abhängig von der KCl-Konzentration, und zwar auch in Mischlösungen. Für die Grösse von Si_g der weit geöffneten Schliesszellen ist, wie wir wissen, die Menge vom zugesetzten KCl belanglos. Dies macht es fraglich, ob man den hohen Wert mit Mischlösungen durch Anatonose allein erklären kann. 2) Wir könnten vielmehr Bedenken erheben, ob der mit $CaCl_2$ erhaltene, niedrige Wert der richtige ist oder nicht.

Falls die Bestimmung 15–20 Minuten nach Einlegen der Schnitte ausgeführt wird, ergibt $Si_g(CaCl_2)$ der Schliesszellen je nach dem Öffnungszustande einen Druck von 3 bis 10 Atm. Die Schwankung ist, im Vergleich mit der Tagesschwankung von Si_g der Blattgewebe als Ganzes verhältnismässig gross.[1] Doch darf man nicht vergessen, dass der Plasmolyse der Schliesszellen weit geöffneter Stomata eine enorm grosse Abnahme im Volumen vorangeht. Die Saugkraft des Zellinhalts im geöffneten Zustand, d.h. Si_n, ist viel kleiner als Si_g, sodass der Unterschied von Si_n zwischen den geöffneten und geschlossenen Zuständen also kleiner ist als der Unterschied von Si_g. Der letztere wird mit der Wirkungsdauer des Plasmolytikums immer kleiner, weil das Si_g geöffneter Schliesszellen in $CaCl_2$ mit der Zeit beständig abnimmt. Obwohl die Berechnung von Si_n mit vielen Schwierigkeiten verknüpft ist, habe ich versucht, $Si_n(CaCl_2)$ bei geöffneten und geschlossenen Stomata von einunddemselben Blatte miteinander zu vergleichen.

Si_n der geöffneten Schliesszellen habe ich aus Si_g und aus der "Volumverkleinerung" bei der Plasmolyse berechnet. Die letztere wird, wie im methodischen Teil erörtert wurde, durch Planimetrie der mittels Zeichenapparat gezeichneten Umrisse der Schliesszellen vor und nach der Plasmolyse geschätzt. An einem Blatte zeigte $Si_g(CaCl_2)$ nach 20 und 60 Minuten, 3 und 4 Stunden je 6.4 (0.58), 5.14 (0.58), 4.04 (0.59) und 2.93 (0.58) Atm. Das Volumen vor dem Versuche, das im plasmolysierten Zustand als Einheit angenommen wurde, war 1.28. Nach der Formel, $Si_n = Si_g \frac{V_g}{V_n}$, bei der V_n und V_g die Volumen vor und nach der

(1) Der Pressaft des Blattes im Frühjahre, nach der kryoskopischen Methode bestimmt, zeigte 7 Uhr morgens einen Druck von 3.38 Atm. und am Mittag 3.50 Atm.

Plasmolyse bedeuten, ist das entsprechendes Si_n je 5.02, 4.02, 3.16 und 2.29 Atm. Der Wert wird noch kleiner, wenn man den nicht lösenden Raum in Berechnung zieht, welcher hier nicht vernachlässigt werden kann, weil die Schliesszellen durch Reichtum des protoplasmatischen Inhaltes besonders ausgezeichnet sind.

Bei der anderen Blatthälfte einunddesselben Blattes, die eine Stunde lang im Dunkeln geblieben war, war Si_g($CaCl_2$) 3.13 (0.58) Atm. Hier kann man Si_g und Si_n in erster Annäherung gleichsetzen, weil die Volumveränderung bei der Plasmolyse geringfügig ist.(1)

Vergleicht man Si_n bei geöffneten und geschlossenen Stomata miteinander, so stellt sich heraus, dass der Wert bei den ersteren nach 2 Stunden und später, innerhalb der Fehlergrenze, gleich, oder sogar kleiner als bei den letzteren ist. Setzt man $Si_g(CaCl_2)$ als richtig voraus, so kommt man durch die Berechnung zu dem Schluss, dass die Saugkraft des Zellinhalts im weit geöffneten Zustand gleich oder sogar kleiner als die im geschlossenen ist. Dass diese Schlussfolgerung unhaltbar ist, versteht sich von selbst.

Die Berechnung, die dem oben angeführten Schluss zu Grunde liegt, ist zu grob, um einen einwandfreien Beweis für die Unzuverlässigkeit von Si_g($CaCl_2$) zu liefern. Dass wir in $CaCl_2$-Lösung mit einer Herabsetzung der osmotischen Wirksamkeit zu tun haben, scheint schon aus der Tatsache sehr wahrscheinlich, dass Si_g($CaCl_2$) beständig absinkt und erst nach einigen Stunden seinen tiefsten Wert erreicht. Dass es sich hier um Katatonose handelt, geht aus folgenden Versuchen eindeutig hervor. Die Schnitte mit weit geöffneten Stomata wurden in 0.2 Mol $CaCl_2$ eingelegt. Die Spaltweite verkleinerte sich allmählich. Nach 5 Minuten wurden einige Schnitte in eine Salzgemisch-Lösung (0.05 Standard-Lösung), die 0.075 Mol KCl und 0.01125 Mol $CaCl_2$ enthielt und in der während kurzer Zeit weder Katatonose noch Anatonose eintritt, überführt und gut geschwenkt, um das osmotische Gleichgewicht herzustellen. 15 Minuten nach Übertragung war die Spaltweite 18 μ und blieb lange fast unverändert. Die Schnitte, die 10 Minuten lang in $CaCl_2$ gewesen waren und vereinzelt plasmolysierte Schliesszellen aufgewiesen hatten, zeigten in derselben Salzgemisch-Lösung eine Spaltweite von 14 μ. Je länger die Schnitte in $CaCl_2$ blieben, desto kleinere Spaltweite zeigten sie, bis diese nach 20 Minuten 9.2 μ erreichten (Tabelle 16). Am intakten Blatte war sie 21.4 μ und in der Beobachtungslösung 27.1 μ. Die Spaltweite—ein Masstab des Volumens der Schliesszellen—hat durch 20 Minuten lange $CaCl_2$-Wirkung von 27.1 bis 9.2 μ abgenommen, was

---

(1) Bei der Plasmolyse der geschlossenen Stomata vergrössert sich die Breite der einzelnen Schliesszellen ein wenig und es kommt oft eine kleine Restöffnung zustande, eine Erscheinung, die von MONJI ('38c) eingehend untersucht wurde.

TABELLE 16. Einfluss der Vorbehandlung von verschiedener Dauer mit 0.2 Mol $CaCl_2$ auf die weit geöffneten Stomata von *Zebrina pendula*. Spaltweite vor Versuche=21.4μ.

Dauer der Vorbehandlung		5′	10′	20′	60′	Kontrolle ohne Vorbehandlung
Plasmolysezustand bei Vorbehandlung		—	±	+	+	
Spaltweite in μ nach Übertragung in 0.05 Standard-Lösung	nach 15′	18.0	14.0	9.2	9.8	27.1
	nach 60′	17.2	15.0	9.8	9.6	—

TABELLE 17. Einfluss der 15 Minuten langen Vorbehandlung mit $CaCl_2$-Lösungen auf die geöffneten Stomata von *Zebrina pendula*.

Konzentration der Lösung der Vorbehandlung	0	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0	Kontrolle ohne Vorbehandlung
Plasmolysezustand bei der Vorbehandlung	—	+	+	+	+	+	
Spaltweite in μ, 15′ nach Übertragung in 0.1 Mol KCl	14.0	13.7	14.1	14.5	16.4	16.2	24.8

TABELLE 18. Einfluss der Vorbehandlung von verschiedener Dauer mit 0.4 Mol Rohrzuckerlösung auf die weit geöffneten Stomata von *Zebrina pendula*. Spaltweite vor dem Versuche=22.6μ.

Dauer der Vorbehandlung	5′	10′	20′	60′	Kontrolle
Plasmolysezustand bei Vorbehandlung	—	±	+	+	
Spaltweite in μ, 15′ nach Übertragung in 0.05 Standard-Lösung	29.0	17.1	10.9	10.1	26.7

beweist, dass in der $CaCl_2$-Lösung der osmotische Druck des Zellinhalts herabgesetzt wurde. Bei dem in Tabelle 17 wiedergegebenen Versuch wurden die Schnitte in $CaCl_2$-Lösungen verschiedener Konzentration gebracht und nach 15 Minuten sämtlich in 0.1 Mol KCl-Lösung überführt. Die Spaltweiten betrugen 13.7–16.4 μ, während sie in 0.1 Mol KCl zu Versuchsbeginn 24.8 μ aufwiesen. Hier tritt in allen Konzentrationen Katatonose ein. Auch in Rohrzuckerlösung ist das Verhalten dasselbe, wie man aus Tabelle 18 ersehen kann.

Folgende Versuche sind noch überzeugender. Bringt man die Schnitte mit weit geöffneten Stomata in die $CaCl_2$-Lösungen von verschiedenen Konzentrationen, so verschmälert sich die Spaltweite in allen Konzentrationen, wie man aus Figur 1 ersehen kann. O_g liegt hier zwischen 0.1 und 0.15 Mol. Davon aufwärts zeigen die Stomata kleine Restöffnungen. Von O_g abwärts wird die Spaltweite immer grösser bis zum Maximum bei 0.08 Mol und weiter wieder kleiner, bis die Stomata in reinem Wasser zu einem annähernden Schluss gelangen. Dass die

Verengung der Spalte im Wasser zum Teil durch den Turgordruck der Nebenzellen verursacht ist, geht aus der Beobachtung hervor, dass die Spalte am Schnittrande, wo die Nebenzellen durch Verletzung beim Anfertigen der Schnitte zugrundegegangen sind, in niederen Konzentrationen ihre maximale Weite behält, ohne sich im Wasser zu schliessen. Sie ist aber in allen Konzentrationen immer viel kleiner als diejenige am Blatte vor Versuchsbeginn. Es gibt keine Konzentration, die zu der Saugkraft der Schliesszellen im Gleichgewicht steht, eine sonderbare Erscheinung, die man nicht begreifen kann, falls man nicht eine Herabsetzung der osmotischen Wirsamkeit in den Schliesszellen annimmt.

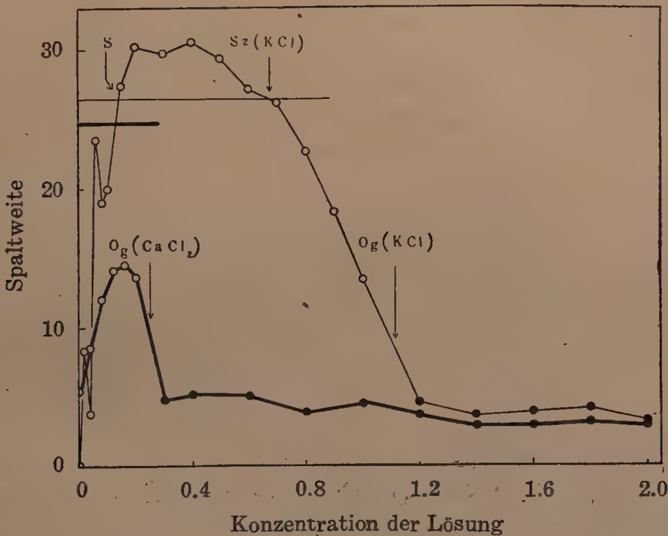


Fig. 1. Verhalten weit geöffneter Stomata in KCl- und $CaCl_2$-Lösungen. Dünne Kurve: Spaltweite in KCl, dicke Kurve: Spaltweite in $CaCl_2$. Die Konzentration von KCl in Mol und die von $CaCl_2$ im Äquivalent angegeben. Schwarze Punkte: Restöffnung, horizontale Linien: entsprechende Spaltweiten vor den Versuchen. Untere zwei Pfeile: grenzplasmolytische Konzentrationen, obere Pfeile: die Konzentrationen von KCl, in denen die Stomata ebenso weit wie vor dem Versuche geöffnet sind.

Mit KCl können wir die Konzentration finden, bei denen die anfängliche Spaltweite sich nicht verändert. Wie aus Figur 1 ersichtlich ist, vergrössert sich die Spaltweite von O_g abwärts, bis sie bei 0.4 Mol ihr Maximum erreicht, um sich dann bis zu Null in reinem Wasser zu verkleinern. Die Spaltweite—ein Masstab des Volumens der Schliesszellen—behält ihre ursprüngliche Weite bei zwei Konzentrationen, nähmlich bei 0.67 und 0.14 Mol. Die erstere stellt die Saugkraft der Zelle dar, indem das Volumen der Zelle wie üblich sich mit der Verdünnung vergrössert. Bei der letzteren dagegen nimmt die Schliesszelle mit

der Verdünnung im Volumen ab, eine eigentümliche Erscheinung für Stomata, die einer näheren Erörterung bedarf.

Dass das vollkommene Schliessen der Stomata in destilliertem Wasser nicht allein auf die Turgorzunahme der Nebenzellen zurückzuführen ist, geht aus den folgenden Versuchen hervor. Die Epidermisschnitte, die in verschiedenen Konzentrationen der KCl-Lösung 15 Minuten verblieben waren, wurden in verdünnte Standardlösung gebracht und 15 Minuten lang geschwenkt, um das osmotische Gleichgewicht zu erzielen. Nun wurde die Spaltweite gemessen. Die Spaltweite der mit konzentriertem KCl behandelten Epidermis ist immer grösser als die ursprüngliche, welche bei Versuchsbeginn in der Beobachtungs-Lösung gefunden wurde. Es tritt hier Anatonose ein. Bei den mit destilliertem Wasser behandelten lässt sich dagegen Plasmolyse beobachten. Hier tritt eindeutig Katatonose auf. Diese sonderbare Erscheinung, die Herabsetzung der osmotischen Leistungsfähigkeit und die Volumverkleinerung in reinem Wasser, die bei anderen pflanzlichen Zellen nicht zu beobachten ist, möchte ich im nächsten Abschnitt näher erörtern.

C. Das Verhalten der Schliesszellen in destilliertem Wasser

Wenn man die Epidermisstücke in destilliertes Wasser bringt, so schliessen sich die Spaltöffnungen schnell oder langsam; also das Volumen der Schliesszellen verkleinert sich, ohne sich, wie bei anderen pflanzlichen Zellen, möglichst weit auszudehnen. Das Verhalten ist zum Teil der schnelleren Turgorzunahme der Nebenzellen durch Wasseraufnahme zuzuschreiben. Dies ist bei den Beobachtungen von MONJI ('38 a und b) wirklich der Fall. Bei Regengüssen oder bei Benetzung der Blätter beobachtete er vorübergehende Schliessbewegung von *Fatsia*, der nach einiger Zeit die Öffnungsbewegung folgte. Die Schliessbewegung geöffneter Stomata von welkgewordenen Blättern bei Untertauchen im Wasser, die von WEBER ('26 d) beobachtet wurde, ist auch in diesem Zusammenhang zu verstehen. PEKAREK ('33), der die Schliessbewegung bei *Rumex acetosa* im Wasser beobachtete, schliesst sich auch der erwähnten Erklärung an. Die vorübergehende Öffnungswegung beim Welken (DARWIN '98, LAIDLAW und KNIGHT '16 u.a.) bei der erschwerten Wasserabsorption (TAGAWA '37 u. '38) und beim Einlegen der Schnitte im Plasmolytikum (SCARTH '32) lässt sich ebenfalls durch den Turgorverlust der umgebenden Gewebe erklären.

Neben dieser vorübergehenden wurde auch von vielen Forschern eine dauernde Schliessbewegung bei übermässiger Wasserzufuhr beobachtet (STEINBERGER '22, ARENDS '26, SCARTH '32 usw.). Da die Erscheinung bisher nicht immer genügend beachtet worden zu sein scheint, seien hier einige eigene Beobachtungen näher beschrieben.

Aus einem Blatte, das weit geöffnete Stomata führt, wurden folgende vier Präparate hergestellt; Epidermisstreifen und Blattstücke sowohl in flüssigem Paraffin als auch mit destilliertem Wasser infiltriert. Zur Kontrolle diente ein Blattstück in kleiner Glaskammer mit gesättigter

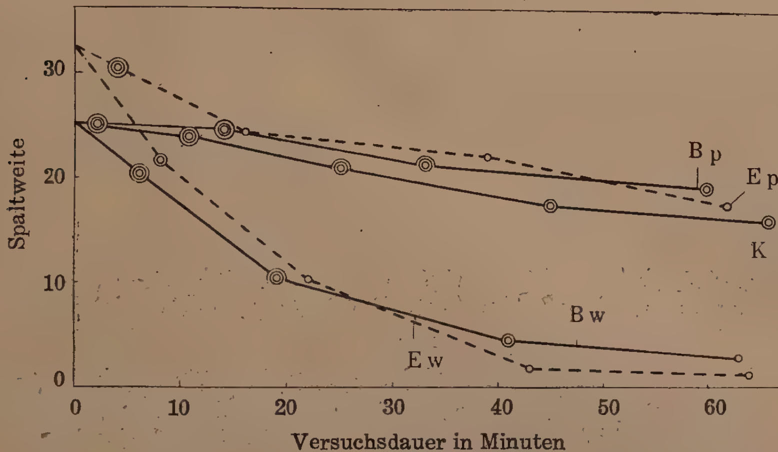


Fig. 2a. Veränderung weit geöffneter Stomata von *Zebrina pendula* in verschiedenen Medien. Bp: Blattstück in flüssigem Paraffin, Ep: Epidermisstreifen in flüssigem Paraffin, Bw: Blattstück im Wasser, Ew: Epidermisstreifen im Wasser, K: Blattstück in feuchter Luft. Dreifacher Kreis: lichtbrechender Kern, Doppelkreis: retikulierter Kern, einfacher Kreis: gequollener, hyaliner Kern.

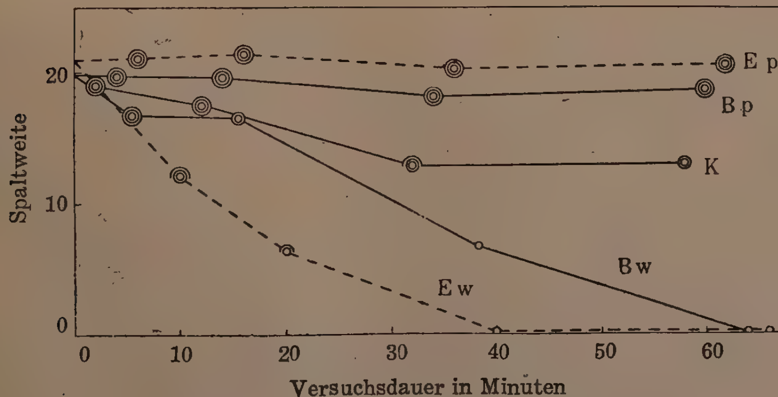


Fig. 2b. Veränderung weit geöffneter Stomata von *Commelina communis* in verschiedenen Medien. Erklärung wie bei 2a.

Feuchtigkeit. Die Spaltweite wurde nun im Laufe der Zeit beobachtet. Die Stomata zeigten bei allen Präparaten eine mehr oder minder stark ausgeprägte Schliessbewegung. Selbst bei der Kontrolle lässt sich eine Verengung der Spalte beobachten, was wohl durch die ungünstigen

Bedingungen, wie Wasserdefizit und Wundreiz bei der Herstellung des Präparates, ungünstige Beleuchtung im Versuchszimmer usw. verursacht wird. Dabei ist die Veränderung des Kerns und des Zellsaftes bemerkenswert. Wie weiter unten ausgeführt werden wird, bekommt der stark lichtbrechende Kern der geöffneten Schliesszellen ein granuliertes Aussehen, das jedoch allmählich wieder unter Volumzunahme des Kerns verlorengeht. Ich bezeichne den lichtbrechenden Kern mit I, den granulierten mit II und den stark gequollenen mit III. Mit voranschreitender Schliessbewegung geht der Kern in allen Präparaten von I zu III über, gleichgültig, ob sich die Stomata am Blatt oder an der Epidermis, in flüssigem Paraffin oder in destilliertem Wasser befinden.

Die Ergebnisse sind aus den Figuren 2a und 2b zu ersehen. Der Ausgangspunkt der Kurven ist durch Extrapolieren der Kurve des Präparates im Paraffin gewonnen, weil er, wie ich mich wiederholt überzeugen konnte, den Öffnungszustand im ersten Augenblick des Versuchs am treuesten wiedergibt. Bei allen Präparaten lässt sich eine Schliessbewegung konstatieren. Dafür scheint sowohl der Wundreiz als auch die überschüssige Wasserzufuhr verantwortlich zu sein. Wie schon im methodischen Teil angegeben wurde, ist die Veränderung sowohl von der Spalte wie auch vom Kernzustand am langsamsten bei Blattstücken in flüssigem Paraffin. Durch Losmachen der Epidermis von den unterliegenden Geweben erfährt die Spaltweite die Erweiterung, deren Grösse in der Hauptsache von dem Turgorzustand des Blattes abhängt. In flüssigem Paraffin verschmälert sich die beim Abheben der Epidermis stark erweiterte Stomata von *Zebrina* anfangs schnell, dann langsamer, während die von *Commelina* auf lange Dauer unverändert bleibt. Hand in Hand damit quillt bei *Zebrina* der Kern sehr schnell. Bei *Commelina* bleibt er in Paraffin im Zustand I, sowohl an der Epidermis als auch am Blattstücke. Dem Wundreiz gegenüber scheint *Commelina* nicht so empfindlich als *Zebrina* zu sein.

Im Wasser tritt eine starke Schliessbewegung ein, die bei der Epidermis schneller als beim Blattstück vor sich geht. Dass das Wasser nicht durch Turgorsteigerung der umgebenden Gewebe allein die Schliessbewegung veranlasst, verrät die Veränderung des Zellinhalts der Schliesszellen, besonders die des Kerns. Je schneller die Schliessbewegung im Wasser vor sich geht, desto früher nähert sich der Kern dem Zustand III. Hier wird die Verengung der Spalte durch Erhöhung des Turgors der umgebenden Gewebe verstärkt, wie aus einem Vergleich der Epidermis und dem Blattstück im Wasser bei *Zebrina* deutlich hervorgeht. Dort zeigen die Stomata grössere Spaltweiten als hier, obwohl der Kern an der Epidermis sich im stärker gequollenen Zustande befindet. Vergleicht man die Epidermis und das Blattstück von *Zebrina* in flüssigem Paraffin miteinander, so zeigen sie von 14 Minuten an eine gleich grosse Spaltweite.

Doch ist diese Gleichheit eine scheinbare, wohl durch das Ausbleiben des Wassers verursachte, denn der Zustand des Kerns ist ganz verschieden. Hier sei ausdrücklich betont, dass man beim Arbeiten mit Stomata im Wasser oder in wässerigen Lösungen nicht nur der Spaltweite, sondern auch dem physiologischen Zustand derselben grössere Achtung schenken muss, als dies bisher der Fall war.

Mit einem ganzen Blatt kann man auch eine ähnliche Schliessbewegung beim Infiltrieren mit Wasser beobachten, obwohl die Geschwindigkeit derselben bei einzelnen Blättern durch irgendeinen, zur Zeit noch nicht erklärbaren Grund sehr verschieden sein kann.

D. Das Verhalten der weit geöffneten Spaltöffnungen in Mischlösungen von KCl und $CaCl_2$

Aus früheren Abschnitten haben wir gelernt, dass in $CaCl_2$- und Rohrzuckerlösungen eine sehr schnell vor sich gehende Katatonose der Schliesszellen zu beobachten ist. In KCl-Lösungen mittelstarker Konzentration hingegen bleibt diese Erscheinung völlig aus. Um die Bedingungen, welche sie verhindern, zu erforschen und ein geeignetes Plasmolytikum herauszufinden, habe ich die Wirkungsweise der binären Gemische von KCl und $CaCl_2$ untersucht. Rohrzucker wurde als Komponente deshalb vermieden, weil hier die Konzentration sehr hoch gewählt werden muss und die hohe Viskosität, die langame Diffusionsfähigkeit und der hohe Lichtbrechnungsindex derselben viele Schwierigkeiten bieten. Die beiden Komponenten wurden in verschiedenen Verhältnissen gemischt in der Hoffnung, dass die Katatonose durch Vermischung der beiden Salze im geeigneten Verhältnis verhindert werden könnte.

Das Verhalten der weit geöffneten Spaltöffnungen in den verschiedenen Konzentrationen der Lösung, welche 1.4 GM $CaCl_2$ und 0.28 GM KCl pro Liter enthält, ist aus Tabelle 19 und Fig. 3 ersichtlich. Die Stammlösung wurde mit Wasser verdünnt, sodass das Verhältnis der beiden Komponenten in allen Konzentrationsabstufungen unverändert wie 1:5 blieb. Im ersten Augenblicke der Immersion plasmolysieren sich alle Schliesszellen von Blatt I bei der Konzentration von 0.8 aufwärts. In niederen Konzentrationen bleibt die Plasmolyse aus. Dies stellt aber keinen Gleichgewichtszustand dar. Nach 10 Minuten oder noch später tritt in niederen Konzentrationen Verschmälerung der Spaltweite, und zwar besonders stark bei 0.15, ein. Hier tritt nun die Plasmolyse bei vereinzelten Schliesszellen auf, nach 30 Minuten beträgt der Prozentsatz der plasmolysierten Schliesszellen 3 und nach 2 Stunden befinden sich alle Schliesszellen im plasmolysierten Zustand. Wir haben in Fig. 3, die das Verhalten von Blatt II aus Tabelle 19 wiedergibt, eine sehr verwirrende Kurve der Plasmolyse-Prozente vor uns. In niederer Konzentration

TABELLE 19. Verhalten der weit geöffneten Stomata von *Zebrina pendula* in $(CaCl_2/KCl=5/1)$-Lösung. Epidermisschnitte.

		Blatt I				Blatt II			
		Prozente der plasmolysierten Schliesszellen			Spaltweite in μ	Prozente der plasmolysierten Schliesszellen			Spaltweite in μ
Beobachtet nach		30′	60′	120′	90′	30′	60′	120′	90′
Konzentration der Lösung	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.05	0	0	0	9.7	0	0	0	6.7
	0.1	0	27	73	(4.8)	41	77	100	(3.6)
	0.15	3	77	100	(5.6)	58	100	100	(3.1)
	0.2	1	60	74	(7.1)	0	19	36	9.4
	0.3	0	0	0	32.0	0	0	0	23.1
	0.4	0	0	0	25.1	0	0	0	20.3
	0.5	0	0	0	16.7	0	0	0	12.5
	0.6	6	4	6	6.6	2	0	0	6.6
	0.7	15	15	15	(3.9)	56	58	69	(3.4)
	0.8	95	95	98	(0.7)	100	100	100	(1.7)
	0.9	100	100	100	(1.6)	100	100	100	(1.8)
Osmotischer Druck bei O_g	I	—	12.0	8.2		12.4	8.1	7.4	
	II	—	21.1	22.7		15.2	17.5	18.3	
	III	82.0	85.9	85.5		77.6	77.3	75.3	
Konzentration von KCl bei O_g	I	—	0.035	0.024		0.036	0.023	0.021	
	II	—	0.061	0.065		0.044	0.051	0.053	
	III	0.208	0.209	0.208		0.193	0.192	0.188	

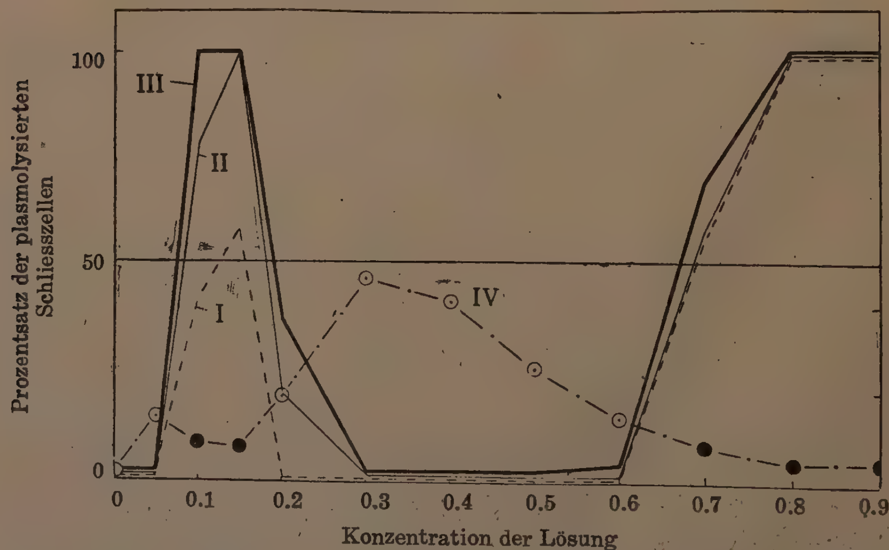


Fig. 3. Verhalten weit geöffneter Stomata in $(CaCl_2/KCl = 5/1)$-Lösung. I: Prozentsatz der Zahl der plasmolysierten Schliesszellen nach 30 Minuten, II: nach 60 Minuten, III: nach 120 Minuten. IV: Spaltweite nach 90 Minuten, schwarze Punkte: Restöffnung. Anfängliche Spalte: 24.7 μ *Zebrina pendula.*

bleibt freilich die Plasmolyse aus. Zwischen 0.1 und 0.2 zeigten aber mehr als die Hälfte der Schliesszellen Plasmolyse. In höheren Konzentrationen als 0.2 treten wieder unplasmolysierte Schliesszellen auf und alle Stomata befinden sich im geöffneten Zustand von 0.3 aufwärts bis zu 0.6, wo wieder Plasmolyse eintritt. Wir haben hier 3 Lösungen, bei denen die Hälfte der gesammten Schliesszellen plasmolysiert wurde. Ich bezeichne sie, von den niedrigeren ausgehend, als erste, zweite und dritte grenzplasmolytische Lösung bzw. Konzentration; oder I-O_g, II-O_g und III-O_g. Mit der Zeit erniedrigt sich I-O_g allmählich und II-O_g erhöht sich, während III-O_g innerhalb der Fehlergrenze unverändert bleibt. Der osmotische Druck der Lösungen nach 2 Stunden ist je 9.2, 20.1 und 63.2 Atm. Bei I-O_g und III-O_g vermehren sich die plasmolysierten Schliesszellen mit steigender Konzentration, während bei II-O_g die Plasmolyse mit zunehmender Konzentration schwächer auftritt; eine Erscheinung, die wir aus der Theorie der Lösung überhaupt nicht erwarten können.

Diese eigentümliche Kurve des Plasmolyse-Prozents kommt bei sehr weit geöffneten Schliesszellen ausgeprägt zum Vorschein, während sie bei mittelweit geöffneten etwas undeutlicher wird, indem die Zone des Ausbleibens der Plasmolyse bei der mittleren Konzentration schmäler wird.

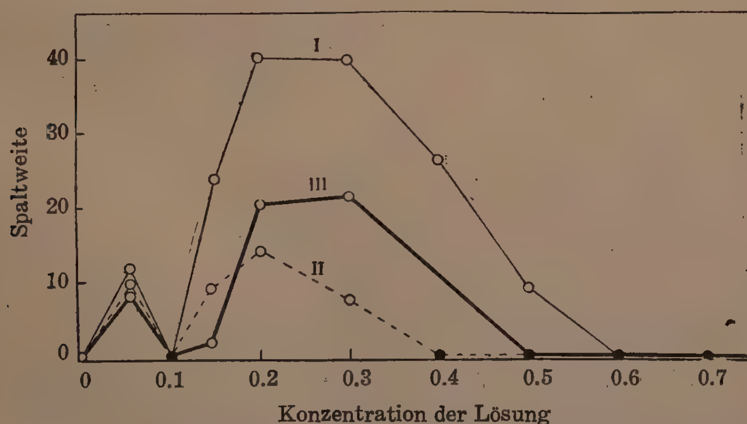


Fig. 4. Spaltweite der weit geöffneten Stomata in ($CaCl_2/KCl = 5/1$)-Lösung nach einer Stunde., Blattstück von *Commelina communis*. Spaltweite vor dem Versuch, I 23.2μ, II 17.4μ, III 16.5μ.

Doch bleibt das Verhalten in grossen Zügen dasselbe. Zu der Kurve der Plasmolyse-Prozente verläuft die Kurve der Spaltöffnungsweite umgekehrt proportional. Sie zeigt ein Maximum bei 0.3, ein Minumum bei 0.15 und weiter ein zweites Maximum bei der niederen Konzentration. Auch zeigen die Stomata von *Commelina* in dieser Mischlösung dasselbe Verhalten, wie aus Fig. 4 zu ersehen ist.

In der Lösung, welche 1.5 Mol $CaCl_2$ und 0.15 Mol KCl enthält, wo sich also $CaCl_2$ zu KCl wie 10 zu 1 verhält, tritt die Plasmolyse zuerst bei 0.15 und von 0.6 aufwärts ein. Am spätesten tritt sie bei den Konzentrationen in der Nähe von 0.5 ein. Wie aus Tabelle 20 ersichtlich ist, bleiben viele Schliesszellen nach 2 Stunden noch unplasmolysiert. Wiederholte Versuche zeigten hier ein Minimum der Plasmolyse-Prozente, obwohl die Zahl der unplasmolysiert bleibenden Zellen bei einzelnen Blättern verschieden ist. Bei einem Blatte bleiben fast alle Schliesszellen unplasmolysiert, während bei einem anderen nur vereinzelte Schliesszellen offen bleiben. Wird die zugesetzte Menge von KCl im Verhältnisse zu $CaCl_2$ noch geringer, so tritt die Plasmolyse nur in niederer Konzentration auf. Hier kommen II-O_g und III-O_g nicht zum Vorschein.

TABELLE 20. Verhalten der weit geöffneten Stomata von *Zebrina pendula* in ($CaCl_2$/KCl=10/1)-Lösung nach 2 Stunden. Spaltweite vor dem Versuche, Blatt I=25.8μ, II=17.6μ, III=30.2μ. Epidermisschnitte.

		Prozente der plasmolysierten Schliesszellen		
Blatt Nr.		I	II	III
Konzentration der Lösung	0	0	0	0
	0.05	0	0	0
	0.1	100	100	94
	0.15	100	100	100
	0.2	100	100	100
	0.3	100	100	100
	0.4	100	100	100
	0.5	4	70	52
	0.6	96	100	100
	0.7	100	100	100
	0.8	100	100	100
	0.9	100	100	100
Si_g	I	7.8	7.8	8.0
	II	47.8	54.2*	54.2*
	III	60.3	—	—
Konzentration von KCl bei O_g in Mol	I	0.011	0.011	0.012
	II	0.067	0.075*	0.075*
	III	0.083	—	—

* Die Werte bei den Konzentrationen, in denen der minimale Prozentsatz der Plasmolyse anzutreffen ist.

In ($CaCl_2$/KCl=5/2)-, ($CaCl_2$/KCl=1/5)- und ($CaCl_2$/KCl=1/10)-Lösungen tritt die Plasmolyse nur bei einer Konzentration und zwar bei der höheren auf. Hier fallen I-O_g und II-O_g vollständig weg.

Betrachtet man I-Si_g und III-Si_g, d.h. den osmotischen Druck von I-O_g und III-O_g, mit ($CaCl_2$/KCl=5/1)-Lösung, so fällt es auf, dass das

erstere dem $Si_g(CaCl_2)$ und das letztere dem $Si_g(KCl)$ sehr nahestehen. Ist das Verhältnis $CaCl_2/KCl$ grösser als 10/1, so bekommt man nur ein niedriges Si_g, dessen Grösse dem $Si_g(CaCl_2)$ nahekommt. Ist das Verhältnis kleiner als 5/2, so ist nur ein hohes Si_g wie Si_g (KCl) anzutreffen. II-O_g lässt sich nur bei bestimmten Verhältnissen der beiden Salze, etwa bei $CaCl_2/KCl$=10/1~10/2 beobachten. Die Grösse von II-Si_g hängt von dem Verhältnis der beiden Salze ab. Mit steigendem Verhältnis $CaCl_2/KCl$ wird es grösser, indem es bei 10/1 nach 2 Stunden etwa 45 Atm. und bei 5/1 etwa 20 Atm. erreicht.

Die Ursache dieses eigentümlichen plasmolytischen Verhaltens der Schliesszellen in ($CaCl_2/KCl$=5/1)-Lösung können wir nicht in den osmotischen Eigenschaften der Lösung suchen. Wie man nicht anderes erwarten kann, ist bei der Konzentration von 0.2 bis 0.6 keine Erscheinung zu finden, die die Herabsetzung der osmotischen Wirksamkeit der Lösung mit sich führt, wie Polymerisation, Komplexbildung usw., was leicht durch die Messung der Gefrierpunkterniedrigung bestätigt werden konnte. Die letztere nimmt mit der Konzentration immer zu.

In Anbetracht der angeführten Tatsachen ist es wahrscheinlich, dass das Verhalten durch die Konzentration von KCl in einzelnen Abstufungen der Lösung bewirkt wird. Wir wissen schon, dass die Katatonose in $CaCl_2$-Lösung durch Zusatz kleiner Mengen KCl gehemmt werden kann und in verdünnter KCl-Lösung die maximale Spaltweite, die etwa bei 0.2 Mol erreicht wird, mit der Verdünnung, ungeachtet der abnehmenden Saugkraft der Lösung, sehr steil abnimmt, bis sie sich im Wasser vollkommen schliesst (Fig. 1). Die Annahme liegt nahe, dass in den niederen Abstufungen der ($CaCl_2/KCl$=5/1)-Lösung KCl schon in der Konzentration nicht ausreicht, um die Katatonose der Schliesszellen im geöffneten Zustand zu hemmen. Mit abnehmender Saugkraft der Lösung durch Verdünnung wird die Konzentration von KCl kleiner, und damit Hand in Hand nimmt die die Katatonose verhindernde Wirkung sehr stark ab, während bei höherer Konzentration die entsprechend höhere Konzentration von KCl genügt, um die Katatonose zu hemmen und die Zellen der höheren Saugkraft der Lösung entgegenzustellen. In der Nähe von II-O_g wird die wasseranziehende Kraft der Lösung mit zunehmender Konzentration zwar grösser, doch nimmt die katatonosehemmende Wirkung von KCl in noch höherem Masse zu, sodass die Plasmolyse ausbleibt. Es kommt hier nicht auf das Verhältnis $CaCl_2$ zu KCl, sonderen auf die absolute Konzentration von KCl an. Die Konzentration von KCl bei II-O_g($CaCl_2/KCl$=5/1) ist zwischen 0.037 und 0.070 Mol und die bei II-O_g($CaCl_2/KCl$=10/1) 0.067 Mol (Blatt I in Tabelle 20). Es ist beachtenswert, dass die beiden Konzentrationen nicht stark voneinander abweichen. Es erscheint wahrscheinlich, dass wir hier eine kritische Konzentration vor uns haben, von der abwärts die Schliesszellen eine

plötzliche Herabsetzung der osmotischen Wirksamkeit erfahren. Sie scheint in der Nähe von 0.08 Mol zu liegen, weil ($CaCl_2$+0.1 KCl)-Lösung schon einen hohen Si_g-Wert wie Si_g(KCl) ergibt (s. Tabelle 26).

E. Das Verhalten der Schliesszellen in anderen Alkalisalz-Lösungen

Aus den Versuchen früherer Forscher wissen wir, dass die verschiedenen Salze auf die Stomata verschieden starke Beeinflussung ausüben. IIJIN ('22 a, b und c), der zuerst über diese Erscheinung berichtete und sie einer eingehenden Untersuchung unterzog, stellte folgende Kationenreihe mit abnehmender Auflösungsfähigkeit der Stärke auf: Li>Na>K. Auch erhielt HAAS-POETZL ('31) dieselbe Reihe.

TABELLE 21. Si_g(KCl), Si_g(NaCl) und Si_g(LiCl) der Schliesszellen von *Zebrina pendula* im geöffneten Zustand. Druckunterschied der Lösungen: ca. 8 Atm.

Blatt Nr.	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ	23.7	25.7	22.6	23.0	22.3
Si_g(KCl) (1)	54.6	76.5	80.4	72.5	71.9
Si_g(NaCl)	52.5	81.9	76.3	65.1	71.2
Si_g(LiCl)	45.2	69.4	48.7	64.4	69.8

(1) Si_g(KCl) ist nach dem Gasgesetze betreffs der Temperatur korrigiert, während die anderen Werte mit Hilfe der thermodynamisch korrigierten Tabelle von URSPRUNG ('38) berechnet sind. Die unkorrigierten Werte sind wie folgt: Blatt I 50.1, Blatt II 69.7, Blatt III 73.3, Blatt IV 66.6, Blatt V 65.6 Atm. Der richtige Wert liegt zwischen dem korrigierten in der Tabelle und dem unkorrigierten.

Um den Einfluss der Alkalisalze auf den grenzplasmolytischen Wert zu studieren, habe ich Si_g der Schliesszellen in geöffnetem Zustand mit Chloriden von Kalium, Natrium und Lithium bestimmt. Wie aus Tabelle 21 hervorgeht, ergeben KCl und NaCl innerhalb der Fehlergrenze denselben Si_g-Wert. Si_g(LiCl) ist immer kleiner als die beiden anderen. Die Ionen reihen sich, nach der abnehmenden Wirkung der Katatonose-Hemmung, folgendermassen aneinander: K, Na>Li.

Der Verlauf der Öffnungsbewegung, also die Anatonose der Schliesszellen geschlossener Stomata in verschiedenen Salzlösungen ist in Tabelle 22 angegeben. Im ersten Augenblicke des Eintauchens tritt bei allen Salzen von 0.2 Mol aufwärts Plasmolyse ein. Mit der Zeit aber tritt früher oder später ein Rückgang der Plasmolyse bzw. Erweiterung der Spaltöffnung auf und zwar am schnellsten in KCl. Bis zu einem gewissen Grade wird die druckerhöhende Wirkung der Salze mit der Konzentration

Tabelle 22. Öffnungsbewegung der geschlossenen Stomata in Alkalichloridlösungen. Spaltweite in μ, Epidermisstreifen von *Zebrina pendula*.

Versuchsdauer	Kation	Salzkonzentration in Mol 0.4	0.3	0.2	0.1	0.05
30′	K	0	6.3	6.8	7.9	0.2
	Na	0	0	0	1.1	1.8
	Li	0	0	0	0	0
60′	K	3.0	13.6	12.6	7.3	1.5
	Na	0	0	4.2	6.2	4.6
	Li	0	0	0	0	0
3 Std.	K	12.1	17.9	14.0	5.9	1.7
	Na	0	0.7	8.0	4.2	4.2
	Li	0	0	3.5	3.2	1.5
10 Std.	K	10.6	18.1	15.8	11.6	6.4
	Na	0	7.8	14.0	8.3	9.8
	Li	3.2	2.1	12.3	8.4	12.9
20 Std.	K	—	23.1	28.0	29.4	13.3
	Na	—	11.1	9.4	9.9	12.6
	Li	—	2.8	4.7	8.7	19.2

grösser. Bei KCl ist die Spaltweite nach 30 Minuten in 0.1 Mol am grössten, um in höheren und niederen Konzentrationen enger zu werden. Nach 60 Minuten ist sie aber in 0.3 Mol am weitesten. Das Kation ruft die Öffnungsbewegung der Schliesszellen im geschlossenen Zustand desto energischer hervor, je stärker sie die Katatonose im geöffneten Zustand hemmt.

Die Kationen bilden nach ihrer katatonose-hemmenden und anatonose-fördernden Wirkung folgende Reihe: K>Na>Li. Dieselbe ist deshalb beachtenswert, weil sie der von Iljin aufgestellten gerade entgegengesetzt ist. Sie bleibt lange, bis zur Schädigung der Schliesszellen in der höheren Konzentration dieselbe. In der niederen Konzentration aber schlägt die Reihe nach langer Versuchsdauer um. Die Spaltweite bei 0.05 Mol in Tabelle 22 wird nach 10 Stunden in LiCl am grössten. Hier stimmt die Reihe mit der von Iljin, die er an der minimalen Konzentration für die Auflösung der Stärke gewonnen hat, ganz überein. Ich selber konnte die Angaben von Iljin an *Rumex acetosa*, seiner Versuchsplanze, bestätigen. Nach 12 Stunden oder noch später verschwindet die Stärke in 0.05 Mol von LiCl und NaCl, dagegen ist sie in KCl noch in grosser Menge anzutreffen.

In höherer Konzentration und bei kürzerer Versuchsdauer, die bei der Bestimmung von Si_g in Betracht kommen, tritt die anatonoseauslösende Wirkung in der Reihenfolge: K>Na>Li auf. Hier muss ausdrücklich betont werden, dass die Reihe von Iljin in niedrigerer Kon-

TABELLE 23. Verhalten der geöffneten Stomata in (Rohrzucker+0.05 K_2SO_4)-, (Rohrzucker+0.1 K_2SO_4)-, (Rohrzucker+0.1 KCl)-, und (Rohrzucker +0.2 KCl)-Lösung. Spaltweite vor dem Versuche=29.5 μ.

		Prozentsatz der plasmolysierten Schliesszellen			Spaltweite
Beobachtet nach		15′	30′	60′	114-139′
Rohrzucker +0.05 K_2SO_4	0	0	0	0	0
	0.2	0	0	43	(8.2)
	0.4	0	3	100	(5.9)
	0.6	56	100	100	(4.6)
	0.8	100	100	100	(5.9)
	1.0	100	100	100	(5.0)
Rohrzucker +0.1 K_2SO_4	0.2	0	0	31	(6.3)
	0.4	0	68	100	(5.9)
	0.6	0	98	100	(6.2)
	0.8	0	93	100	(6.7)
	1.0	0	100	100	(5.8)
Rohrzucker +0.1KCl	0.2	0	0	0	15.7
	0.4	0	0	0	11.3
	0.6	0	0	98	(6.3)
	0.8	0	0	100	(5.3)
	1.0	0	24	100	(5.6)
Rohrzucker +0.2 KCl	0.2	0	0	0	35.6
	0.4	0	0	0	43.3
	0.6	0	0	0	33.9
	0.8	0	0	0	32.3
	1.0	0	0	0	31.5

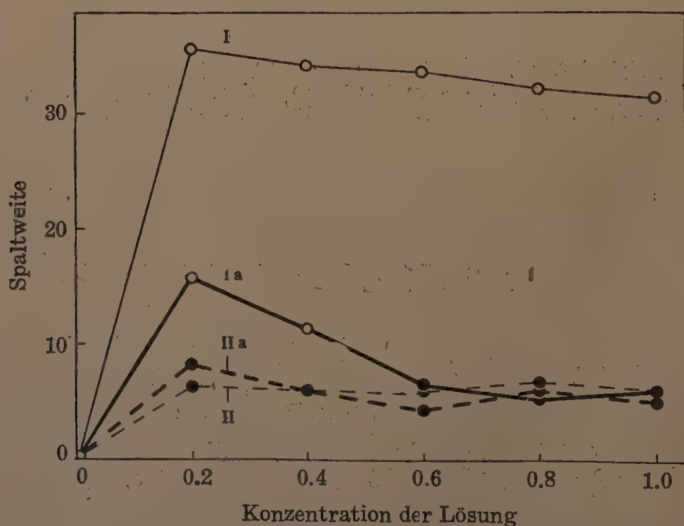


Fig. 5. Spaltweiten weit geöffneter Stomata in den Mischlösungen von Rohrzucker und Kaliumsalzen. I: (Rohrzucker+0.2 KCl)-, Ia: (Rohrzucker+0.1 KCl)-, II: (Rohrzucker+0.1 K_2SO_4)-, IIa: (Rohrzucker+0.05 K_2SO_4)-Lösung.

zentration und erst nach langer Versuchsdauer zutagetritt, während die Umkehrreihe sofort nach Eintauchen und in höherer Konzentration zu beobachten ist. Die Beobachtungen lehren, dass die Erscheinung nicht so einfach gestaltet ist, wie man sie vorher eingeschätzt hat. Eine Erklärungsmöglichkeit wird in der Schlussbetrachtung gegeben werden.

Um in die Anionenreihe eine Einsicht zu bekommen, wurde ein orientierender Versuch mit KCl und K_2SO_4 ausgeführt. Den Zuckerlösungen verschiedener Konzentrationen wurden 0.1 und 0.2 Mol KCl bzw. 0.05 und 0.1 Mol K_2SO_4 zugesetzt. Das Verhalten der weit geöffneten Schliesszellen in diesen Lösungen ist in Tabelle 23 und Fig. 5 zusammengefasst. Wie man leicht ersehen kann, tritt die Katatonose in den K_2SO_4 zugesetzten Rohrzuckerlösungen ausgeprägter auf.

F. Ionenantagonismus

Anhand der obigen Beobachtungen sind wir in der Lage, die balancierten Lösungen auf die Brauchbarkeit für die Si_g-Bestimmung der Schliesszellen zu prüfen. Zuerst wurde die bevorzugte BRENNERsche Lösung, die jedoch fünfmal so konzentriert als vorgeschrieben hergestellt wurde, untersucht. Die Ergebnisse waren überraschend. In dieser Lösung verschmälert sich die ursprüngliche Spaltweite bei allen Konzentrationen, wie man aus Tabelle 24 ersehen kann. Die Verschmälerung geht hier langsamer und nicht in so starkem Masse wie bei reiner $CaCl_2$- oder Rohrzuckerlösung vor sich, sodass die Plasmolyse oft in der höheren Konzentration eintreten kann. Wir können hier keine Konzentration finden, deren osmotischer Druck mit der Saugkraft der Schliesszellen vor

TABELLE 24. Verhalten weit geöffneter Stomata von *Zebrina pendula* in der Brennerschen und Kalium-Brennerschen Lösung. Spaltweite in μ, nach angegebener Versuchsdauer; vor dem Versuche 22.5μ weit.

Lösung	Beobachtet nach	Konzentration der Lösung 0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9
Kalium-Brennersche Lösung	40′	20.1	28.0	24.3	19.8	10.0	9.7	(6.2)	(5.3)	(5.7)
	120′	19.5	30.0	24.6	20.0	14.1	10.1	8.3	(3.6)	(6.2)
Brennersche Lösung	40′	9.0	(6.3)	(7.4)	(8.8)	(5.5)	(5.5)	(4.8)	(5.2)	(5.5)
	120′	9.5	(4.6)	(5.2)	(6.3)	(5.0)	(5.3)	(4.1)	(4.8)	(5.2)

dem Versuch im Gleichgewicht steht. Nun wurde mit einer Vergleichslösung untersucht, bei der die molare Konzentration von NaCl der BRENNERschen Lösung durch KCl und umgekehrt die von KCl durch NaCl ersetzt wurde, während die von anderen Salzen unverändert bleiben (Tabelle 24). In dieser Lösung zeigten die weit geöffneten Schliesszellen von 0.6 aufwärts Plasmolyse. Si_g zeigt etwa 46 Atm. Von dieser Konzentration abwärts bis zu 0.2 wurde die Spaltweite immer weiter. Das

Verhalten ist dem in reiner KCl-Lösung oder in der binären Mischlösung von der Zusammensetzung $CaCl_2/KCl<5/2$ beobachteten ähnlich. In der BRENNERschen Lösung tritt die Plasmolyse bei viel niedrigerer Konzentration auf. Si_g liegt hier zwischen 7.9 und 15.6 Atm. Die die Katatonose hemmende Wirkung von KCl und NaCl lässt sich durch den Zusatz von anderen Salzen verschieden stark beeinflussen, obwohl sie einzeln benutzt, denselben Si_g-Wert geben.

Dies geht auch deutlich aus dem Versuche hervor, bei welchem das Verhalten der Stomata in der Lösung ($CaCl_2/NaCl=3/20$) und in der Standardlösung ($CaCl_2/KCl=3/20$) verglichen wurde (Tabelle 25). Von der Konzentration 0.7 der letzteren Lösung abwärts, in der die Plasmolyse stattfindet, erweitert sich die Spaltweite mit absteigender Konzentration

TABELLE 25. Verhalten der weit geöffneten Stomata in Standardlösung, d.h. ($CaCl_2/KCl=3/20$)-, und in ($CaCl_2NaCl=3/20$)-Lösung. Spaltweite vor dem Versuche=30.6 μ.

Lösung	Relative Konzentration								
	0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
($CaCl_2/KCl=3/20$)-Lösung:									
Prozente der plasmolysierten Schliesszellen, nach 60′	0	0	0	0	0	0	0	100	100
Spaltweite in μ, nach 45′	3.7	34.2	32.9	27.4	24.9	15.5	10.4	(8.3)	(5.5)
($CaCl_2/NaCl=3/20$)-Lösung:									
Prozente der plasmolysierten Schliesszellen, nach 60′	0	100	100	100	0	3	0	98	100
Spaltweite in μ, nach 45′	3.7	(9.7)	(9.0)	(8.7)	15.8	13.1	10.9	(8.8)	(9.2)

bis zu 0.1. Sie ist bei 0.2 und 0.1 weiter geöffnet als die ursprüngliche. Si_g ist 49.1 Atm. In der ersteren Lösung aber verschmälert sie sich in allen Konzentrationen und tritt oft in niederer Konzentration ein Konzentrationsbereich zutage, bei welchem Plasmolyse eintritt, wie wir bei den binären Gemischen von der Zusammensetzung $CaCl_2/KCl=5/1$ gesehen haben. Wir haben hier drei O_g, nämlich 0.05, 0.35 und 0.65. Bei II-O_g nimmt die Zahl der plasmolysierten Schliesszellen mit absteigender Konzentration zu. Die Lösung enthält hier 0.079 Mol $CaCl_2$ und 0.525 Mol NaCl. Man kann also sehen, dass in Gegenwart des ersteren das letztere schon nicht ausreicht, um das Si_g der Schliesszellen bis zu 26 Atm.(1) aufrechtzuhalten, was bei KCl der Fall ist. Dass durch Zusatz von 0.1 Mol KCl, im Gegensatz zu NaCl, die Katatonose gehemmt werden

(1) Die Gefrierpunkterniedrigung dieser Lösung wurde nicht bestimmt. Als ungefähren Anhaltspunkt aber können wir den osmotischen Druck benutzen, der dem der Standardlösung gleichzusetzen ist.

kann, geht aus Tabelle 26 hervor. ($CaCl_2$+0.1 Mol KCl)-Lösung gibt einen hohen Si_g-Wert, während mit ($CaCl_2$+0.1 Mol NaCl)-Lösung ein sehr niedriger Wert anzutreffen ist.

Setzt man den variierenden Konzentrationen von $CaCl_2$ und Rohrzucker 0.4 Mol NaCl zu, dann kann man aus der Spaltweite deutlich sehen, dass die katatonose-hemmende Wirkung von NaCl in Gegenwart von $CaCl_2$ stark herabgesetzt wird, wie aus Tabelle 27 hervorgeht. Aus den Versuchen wurde offenbar, dass NaCl, im Gegensatz zu KCl, durch $CaCl_2$ sehr stark beeinflusst wird, obwohl es ohne $CaCl_2$ die Katatonose der Schliesszellen ebenso stark wie KCl hemmt.

TABELLE 26. Si_g ($CaCl_2$+0.1 KCl) und Si_g ($CaCl_2$+0.1 NaCl) der Schliesszellen von *Zebrina pendula* im weit geöffneten Zustand. Druckunterschied der Lösungen, $CaCl_2$+0.1 KCl: ca. 12 Atm., $CaCl_2$+0.1 NaCl: ca. 4 Atm.

Nr. des Blattes	I	II	III	IV	V
Spaltweite in μ vor dem Versuche	24.6	20.3	15.6	25.6	23.5
Si_g ($CaCl_2$+0.1 KCl)	73.7	61.3	56.0	66.4	55.1
Si_g ($CaCl_2$+0.1 NaCl)	10.4	10.4	10.3	10.5	9.9

TABELLE 27. Verhalten der Schliesszellen weit geöffneter Stomata von *Zebrina pendula* in (Rohrzucker+0.4 Mol NaCl)- und ($CaCl_2$+0.4 Mol NaCl)-Lösungen.

Lösung	Zucker+0.4 Mol NaCl				$CaCl_2$+0.4 Mol NaCl				
Relative Konzentration	0.2	0.4	0.6	0.8	0.2	0.4	0.6	0.8	Spaltweite vor
Osmotischer Druck	25.4	34.3	44.0	55.2	26.4	34.3	43.4	52.2	dem Versuch
Spaltweite in der Lösung nach 90′:									
Blatt I	22.0	16.8	8.1	(3.3)	(3.5)	(4.2)	(5.5)	(3.9)	24.3
Blatt II	22.7	16.2	7.4	(3.6)	(3.5)	(4.0)	(2.8)	(2.7)	24.3

Wie schon von vielen (STRUGGER u. WEBER 25′ u.a.) konstatiert wurde, wirkt der Zusatz kleiner Mengen $CaCl_2$ auf die Anatonose hemmend. Hier ist die Menge des zugesetzten $CaCl_2$ von Bedeutung. Je grösser sie ist, desto stärker tritt die Hemmung auf. Bei einem Versuche wurde Si_g der geschlossenen Schliesszellen mit KCl-, ($CaCl_2$/KCl=1/10)- und ($CaCl_2$/KCl=5/2)-Lösungen bestimmt. Nach 30 Minuten ergaben sie die Si_g-Werte von je 13.0, 7.0 und 6.6 Atm. Die Öffnungsbewegung der zuerst geschlossenen Stomata geht früher in der zweiten als in der letzten Lösung vor sich.

G. Übersicht über das plasmolytische Verhalten der Schliesszellen und das geeignete Plasmolytikum zur Bestimmung des grenzplasmolytischen Wertes

Aus den dargelegten Ergebnissen wissen wir, dass das plasmolytische Verhalten der Schliesszellen ein sehr eigentümliches ist. Die Si_g-Werte sind nach der Natur der Plasmolytika so verschieden, dass die Angaben kaum Bedeutung haben, wenn nicht die benutzten Plasmolytika angegeben sind. Ich schliesse mich dem Vorschlag von BECK ('28) an, die angewandte Lösung immer ausdrücklich zu vermerken.

Die Plasmolytika können nach ihrer Wirkung auf die Schliesszellen in drei Gruppen eingeteilt werden. Eine ruft die Anatonose hervor, die besonders im geschlossenen Zustand ausgeprägter als im geöffneten zutagetritt. Dies kann man leicht begreifen, weil die Schliesszellen im ersteren Fall sich in der tiefsten osmotischen Zustandsgrösse befinden und einen grossen Spielraum für die Anatonose besitzen. Zu dieser Gruppe gehören KCl, NaCl, KNO_3 usw.

Die zweite Gruppe dagegen neigt dazu, die osmotische Wirksamkeit der Schliesszellen herabzusetzen. Hierher gehören $CaCl_2$, Rohrzucker, Traubenzucker usw. Die Erscheinung tritt auffälliger zutage bei weit geöffnetem Zustand als beim geschlossenen. Im ersteren Fall nähert sich bereits die Saugkraft des Schliesszelleninhalts dem zu erreichenden maximalen osmotischen Werte. Mit den Plasmolytika dieser Gruppe kann man keinen Si_g-Unterschied beim Öffnungszustand bemerken, falls die Beobachtung lange nach dem Einlegen der Schnitte ausgeführt wird.[1] Die Si_g-Werte der Schliesszellen geöffneter Stomata mit Lösungen der ersten und zweiten Gruppe unterscheiden sich sehr stark, sodass oft das Verhältnis der beiden mehr als 10 betragen kann.

Das plasmolytische Verhalten der dritten Gruppe ist bemerkenswert. Bei diesen Lösungen tritt im Gleichgewichtszustand die Plasmolyse in niederer Konzentration auf, deren osmotischer Druck etwa dem Si_g-Werte der zweiten Gruppe entspricht, und in höherer Konzentration bleibt wieder die Plasmolyse aus. In noch höherer, deren Druck ungefähr dem Si_g der ersten Gruppe entspricht, werden die Schliesszellen wieder plasmolysiert. Wir haben hier drei Konzentrationen, bei denen die Hälfte der gesamten Schliesszellen sich im plasmolysierten Zustande befindet. Hierher gehören die Mischlösungen von der Zusammensetzung ($CaCl_2/KCl=5/1–10/1$) und ($CaCl_2/NaCl=3/20$).

---

(1) Obwohl wir nicht genauer über das Methodische unterrichtet sind, ist es in dieser Hinsicht beachtenswert, dass PFEFFER ('97) keinen osmotischen Unterschied zwischen den geschlossenen und geöffneten Stomata von *Amaryllis formossisima* konstatieren konnte.

Auch das Verhalten der Schliesszellen in destilliertem Wasser ist beachtenswert. Die geöffneten Stomata schliessen sich, also das Volumen der Zellen verkleinert sich—eine sonderbare Erscheinung im Vergleich zu dem Verhalten der anderen pflanzlichen Zellen im Wasser. Setzt man dem Wasser Alkalisalz, z.B. KCl zu, so wird die Schliessbewegung langsamer und immer langsamer, je grösser die hinzugefügte Menge ist, bis von einer bestimten Menge an aufwärts die Stomata weit offen bleiben. Die Konzentration, bei der der ursprüngliche osmotische Wert erhalten bleibt, variiert je nach der Natur der Salze und der Wirkungsdauer der Lösung. Die Kationen stehen mit abnehmender, die Katatonose hemmender Wirkung in folgender Reihenfolge: K>Na>Li, und die Anionen: $Cl>SO_4$.

Die osmotische Wirksamkeit der Schliesszellen im weit geöffneten Zustand erfährt also in den wässrigen Lösungen immer eine Veränderung. Sowohl die Richtung wie auch die Intensität derselben hängen von der Natur der Lösung, der Konzentration und der Wirkungsdauer derselben ab. Selbst in der Lösung der ersten Gruppe, z.B. KCl, ist die osmotische Wirksamkeit bei niederen Konzentrationen stark herabgesetzt, bis sie im destilierten Wasser ihren tiefsten Wert erreicht. Von etwa 0.1 Mol an aufwärts behält sie dagegen ihren ursprünglichen Wert oder vergrössert sich sogar in höheren Konzentrationen. Könnte man die Si_g-Werte nach Behandlung mit verschiedenen Konzentrationen von KCl bestimmen und sie zur Konzentration der Vorbehandlung als Abszisse in der Figur eintragen, so würden wir die Kurve I in Fig. 6a erhalten.(1)

Hier stellen die Kurven die Si_g-Werte dar, die die Schliesszellen nach Einwirkung der Lösung bei der Plasmolyse aufweisen und die vom Ausgangspunkt ausgehende Linie den osmotischen Druck des Plasmolytikums. Der rechte Horizontalschenkel der Kurven stellt den ursprünglichen osmotischen Wert dar.(2) Bei den Punkten, wo die Kurven durch die

(1) Wegen technischer Schwierigkeiten ist die Kurve experimentell nicht zu erhalten. Sie kann aber aus Fig. 1 und noch deutlicher aus dem folgenden Versuche erschlossen werden. Bestimmt man die Spaltweite an den Epidermisstücken, die mit verschieden konzentrierten Lösungen von KCl vorbehandelt und nachher in einer bestimmten Konzentration, z.B.0.2 Mol, zum osmotischen Gleichgewicht gebracht wurde, und trägt die erhaltenen Spaltweiten in der Figur ein, so erhält man eine Kurve, die der Kurve I in Fig. 6a sehr ähnelt. Die mit Wasser oder mit sehr verdünnten Lösungen behandelten Schliesszellen zeigen die Restöffnung, indem sie alle plasmolysiert werden. Die mit etwa 0.1 Mol KCl behandelten zeigen eine ebenso grosse Spaltweite wie die urspüngliche, die man vor Versuchsbeginn in derselben Lösung beobachtet hat. Die Behandlung mit noch höherer Konzentration hat sogar eine Vergrösserung der Spaltweite zur Folge. Mit zunehmender Dauer der Vorbehandlung treten in verdünnten Lösungen Verengung und in konzentrierteren Erweiterung stärker auf. Daher erfährt der Verlauf der Kurve eine nicht unbedeutende Veränderung.

(2) Hier ist angenommen, dass die Schliesszellen ihre maximale osmotische Wirksamkeit aufweisen, sodass von Anatonose keine Rede sein kann und so der rechte Schenkel parallel zur Abszisse läuft.

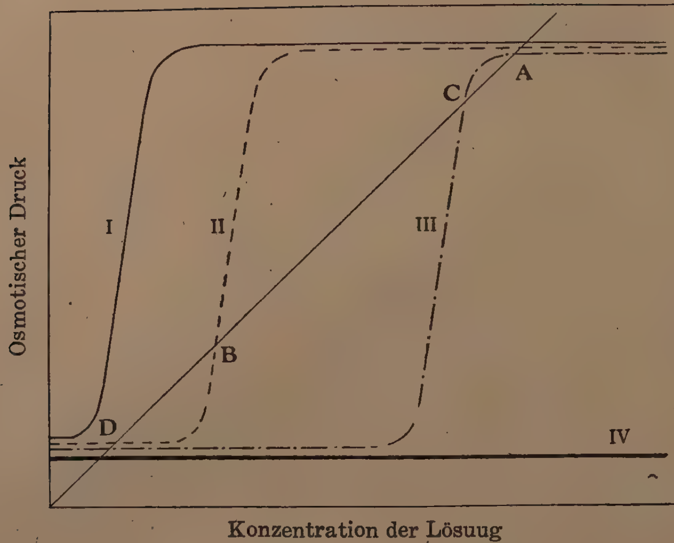


Fig. 6a. Veränderung der osmotischen Leistungsfähigkeit der Schliesszellen weit geöffneter Stomata in verschiedenen Lösungen. Die vom Ausgangspunkt ausgehende Linie: osmotischer Druck der Lösungen. Die Kurven: Si_g-Werte der Schliesszellen nach Einwirkung der Lösungen. I: KCl, II: ($CaCl_2$/KCl = 5/1), III: ($CaCl_2$/KCl = 10/1), IV: $CaCl_2$. A, B, C und D: grenzplasmolytische Punkte. Weitere Erklärung siehe Text.

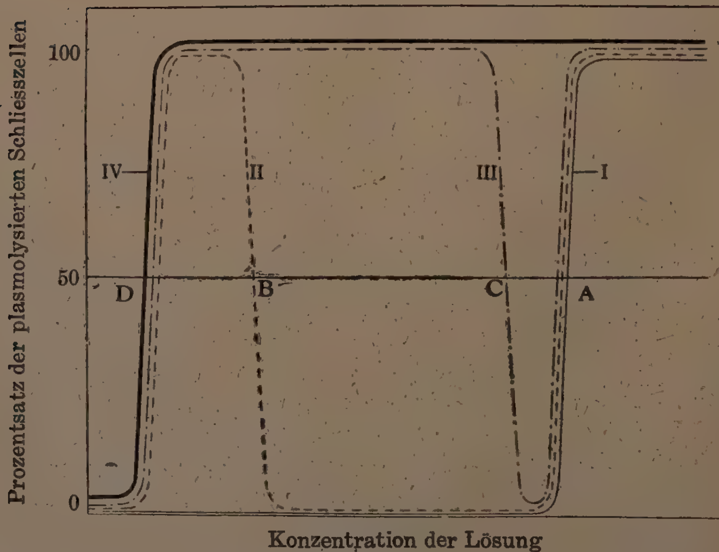


Fig. 6b. Plasmolyse-Kurven in verschiedenen Lösungen.

osmotische Linie geschnitten sind, tritt Grenzplasmolyse auf. Die Kurve I in Fig. 6a stellt das osmotische Verhalten der Schliesszellen weit geöffneter Stomata in Lösungen der ersten Gruppe dar. Sie kreuzt die osmotische Linie bei A, also einem hohen Werte. Die Kurve I in Fig. 6b stellt die entsprechende Kurve des Prozentsatzes der plasmolysierten Schliesszellen dar. Bei der Lösung der zweiten Gruppe liegt die Si_g-Kurve in allen Konzentrationen tief unterhalb des ursprünglichen Wertes. Im Extremfalle geht sie in Nähe des tiefsten Wertes, den die Schliesszellen erreichen können, fast horizontal (Kurve IV in Fig. 6a). Sie wird durch die osmotische Linie bei viel niedrigerem Wert, bei D in Fig. 6a geschnitten. Der Prozentsatz der plasmolysierten Zellen ist in Kurve IV der Fig. 6b veranschaulicht.

Um das Verhalten in Lösungen der dritten Gruppe zu erfassen, sind die binären Mischlösungen von $CaCl_2$ und KCl aufschlussreich. Zwischen Kurve I und II der Fig. 6a haben wir allemöglichen, sich je nach dem Verhältnis $CaCl_2$/KCl sowie nach der Versuchsdauer richtende, verschieden verlaufende Kurven. Je grösser das erstere und je länger die letztere wird, desto mehr verschiebt sich die Kurve nach rechts. Wenn das Verhältnis $CaCl_2$/KCl etwa 5/1 ist, geht die Kurve so weit nach rechts, dass die Si_g-Kurve II durch die osmotische Linie bei drei Punkten, bei D, B und A geschnitten wird; also ergibt sich die Plasmolysekurve II der Fig. 6b. Bei dem Punkte B vermindern sich die plasmolysierten Zellen mit zunehmender Konzentration bzw. Saugkraft der Lösung. Wird die zugesetzte Menge von KCl noch weiter verringert, d.h. das Verhältnis $CaCl_2$/KCl etwa 10/1, so wird die Si_g-Kurve noch weiter nach rechts verschoben gleich der Kurve III der Fig. 6a. Mit weit geringerer Menge von KCl wird die Kurve flacher und nähert sich der jenigen der zweiten Gruppe. Dass für den Verlauf der Kurven die Versuchsdauer von grösster Bedeutung ist, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Übersehen wir das beschriebene Verhalten der Schliesszellen, so müssen wir uns die überraschende Frage vorlegen, ob die osmotische Zustandsgrösse der Schliesszellen überhaupt durch die plasmolytische Methode bestimmt werden kann oder nicht. Da uns aber keine andere Methode als die plasmolytische zur Verfügung steht, sind wir gezwungen, ein geeignetes Plasmolytikum herauszufinden. Dass man als solche die Lösungen der ersten und zweiten Gruppe nicht verwenden kann, versteht sich von selbst. Diese bringt eine starke Katatonose hervor und jene zeigt den Übelstand, dass sie eine rasche Anatonose hervorruft. Derselbe kann durch Ionenantagonismus, wenn auch nicht vollständig, so doch in starkem Masse verringert werden. Bei dem Vermischen von KCl und $CaCl_2$ wird die druckerhöhende Wirkung des ersteren stark herabgesetzt und die katatonose-hemmende Wirkung nimmt mit steigender Konzentration des letzteren zu. Doch kann man die Menge von $CaCl_2$ nicht allzu-

gross nehmen, sonst wird die Si_g-Kurve so weit nach rechts verschoben wie Kurve II der Fig 6a und II-O_g kommt zum Vorschein. Die Lösung für die Untersuchung der Schliesszellen soll bei der Konzentration, deren osmotischer Druck etwa 6 Atm.(1), d.h. dem tiefsten Si_g-Wert der Schliesszellen entspricht, wenigstens mehr als 0.08 Mol KCl enthalten (s.S. 41). Die letzte Forderung wird bei den Mischlösungen der Zusammensetzung von $CaCl_2/KCl<5/8$(2) erfüllt. Ich nehme eine Lösung, die 1.5 GM. KCl und 0.225 G M. $CaCl_2$ Pro Liter enthält und deren Eigenschaften in Tabelle 4 wiedergegeben ist, und bezeichne sie als „Standardlösung". Das Verhältnis $CaCl_2/KCl$ ist hier 3/20. Sie enthält die beiden Salze ungefähr im Verhältnis der Erdalkalisalze zu den Alkalisalzen im Seewasser. Im zweiten Teil vorliegender Arbeit wurde Si_g immer mit dieser Lösung erhalten, falls nichts anderes angemerkt wurde.

Die Brauchbarkeit der Standardlösung wurde nun untersucht, indem sie auf den Verlauf der Anatonose bzw. der Katatonose hin geprüft wurde. Die Epidermisstücke mit weit geöffneten Stomata wurden in verschiedene Verdünnungen gebracht, nach 15 Minuten langem Einlegen alle zur Herstellung des osmotischen Gleichgewichtes in einer bestimmten

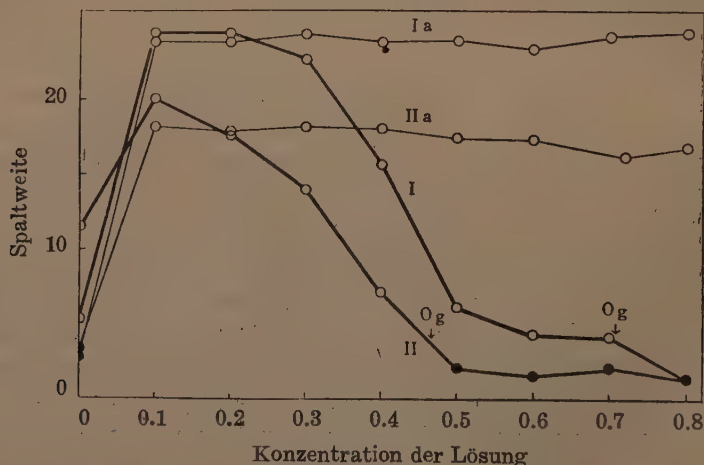


Fig. 7. Verhalten der weit geöffneten Stomata in Standardlösung. I: Spaltweite der Stomata von Blatt I in der Standardlösung, Anfangsspaltweite = 21 μ; Ia: dieselbe nach Übertragen in 0.15 Standardlösung. II: Spaltweite der Stomata von Blatt II, Anfangsspaltweite = 17.8 μ; dieselbe nach Übertragen in 0.2 Standardlösung.

(1) Der tiefste Wert von Si_g bei der Tagesbewegung. Bei der lang dauernden, künstlichen Verdunkelung kann der Wert noch tiefer herabsinken, wie aus Tabelle 28 hervorgeht.

(2) Das Verhältnis ist in erster Annäherung unter der Annahme berechnet, dass der osmotische Druck der Mischlösung aus den Drucken der beiden Komponenten additiv berechnet werden kann. 0.08 Mol KCl besitzt einen Druck von 3.34 Atm. Die Konzentration von $CaCl_2$, die 2.66 Atm. aufweist, ist 0.0475 Mol.

Konzentration 20 Minuten lang geschwenkt und vor und nach Übertragung die Spaltweite gemessen. In verschieden konzentrierten Lösungen nehmen sie mit zunehmender Konzentration bis zur Restöffnung bei O_g allmählich ab. Nach der Übertragung in eine bestimmte Lösung bleibt die Spaltweite aller Schnitte innerhalb des Messungsfehlers dieselbe. In Fig. 7 zeigt die dicke Linie die Spaltweite vor und die dünne diejenige nach der Übertragung. Die letztere geht parallel ungefähr zur Abszisse und kreuzt die erstere bei derjenigen Konzentration, in welche die Schnitte überführt wurden. Hier lässt sich weder Katatonose noch Anatonose beobachten. Im Wasser verschmälern sich die Stomata stark und zeigen in der Beobachtungslösung Plasmolyse.

TABELLE 28. Veränderung von Si_g mit KCl und Standardlösung, Schliesszellen von *Zebrina pendula*, im geschlossenen Zustand. Die eingeklammerte Zahl: Prozentsatz des Si_g-Wertes im Bezug auf Si_g (Standardlösung) nach 5 Minuten.

Nr. des Blattes	Plasmolytikum	Sofort nach Eintauchen	Versuchsdauer 5′	15′	30′
I	Standardlösung	4.6–6.1	5.3 (100)	5.6 (106)	7.1 (134)
	KCl	5.0–5.8	6.9 (130)	9.2 (173)	12.0 (226)
II	Standardlösung	4.6–6.1	6.1 (100)	6.6 (108)	6.8 (112)
	KCl	5.8–6.5	6.9 (116)	8.4 (134)	9.3 (152)
III	Standardlösung	3.0–4.6	5.1 (100)	5.7 (112)	9.5 (186)
	KCl	4.2–5.0	6.0 (127)	9.8 (192)	12.7 (250)
IV	Standardlösung	1.5–3.0	2.8 (100)	3.2 (114)	4.0 (143)
	KCl	2.5–3.3	3.5 (127)	4.8 (178)	11.0 (392)
V	Standardlösung	1.5–3.0	3.5 (100)	3.5 (100)	4.3 (139)
	KCl	2.5–3.3	4.3 (125)	5.4 (150)	10.7 (264)

Um die Anatonose in der Standardlösung zu untersuchen, wurde Si_g in geschlossenen Zustand im Laufe der Zeit untersucht. Zum Vergleich wurde auch Si_g(KCl) bestimmt. Wie man aus Tabelle 28 ersehen kann, nimmt Si_g(Standardlösung) mit der Zeit immer zu, indem es, der Wert nach 5 Minuten als Bezugsgrösse genommen, nach 15 Minuten im Durchschnitt zu 106% und nach einer halben Stunde zu 136% ansteigt. In KCl ist es schon nach 5 Minuten 125%, nach 15 Minuten 165% und nach einer halben Stunde 264%. Man kann auch mit der Standardlösung die Anatonose nicht umgehen. Da aber die Druckerhöhung während der ersten 10 Minuten im Durchschnitt nicht 6% übersteigt, so kann man durch Verkürzung der Zeitspanne zwischen Herstellung des Präparats und der Bestimmung den Fehler verringern.(1) Aus technischen Gründen

(1) Nach sehr langer Versuchsdauer, d.h. 24 Stunden oder noch später sind die Stomata in der Standardlösung weiter geöffnet als in KCl-Lösung, was auf die geringere Schädlichkeit der ersteren zurückzuführen ist (BRENNER '20, ILJIN '35 usw.).

wurde in folgenden Versuchen die Bestimmung immer 15–20 Minuten nach Eintauchen der Schnitte ausgeführt, sodass der erhaltene Si_g-Wert mit einem Fehler von ca. 10% behaftet sein kann.

IV. Zweiter Teil: Mechanismus der Turgorschwankung der Schliesszellen

Die Frage nach dem Mechanismus der Turgorschwankung der Schliesszellen stellt sich als immer verwickelter heraus, je mehr Tatsachenmaterial bekannt geworden ist. In der vorliegenden Arbeit habe ich auf Grund eingehender Nachprüfung bekannter Tatsachen neue Befunde zu erbringen und die kausale Verkettung derselben aufzuklären versucht. Die Beobachtungen beschränken sich wieder in der Hauptsache auf *Zebrina pendula*. Da die Pflanzen im Mechanismus der stomatären Turgorschwankung keinen grundlegenden Unterschied aufzuweisen scheinen, sollte es erlaubt sein, die Resultate—mit kleinen Einschränkungen—auch auf andere Pflanzen zu übertragen. Die Bestimmung des grenzplasmolytischen Wertes wurde immer mit der Standardlösung, und zwar 15–20 Minuten nach Einlegen der Epidermisschnitte, ausgeführt, falls nicht ausdrücklich anderes vermerkt wurde.

A. Einfluss der umgebenden Gewebe auf die Spaltöffnungsbewegung

Wie andere pflanzliche Zellen befinden sich die Stomata unter dem Einflüss der Gewebespannung der sie umgebenden Gewebe, sodass die Spaltweite durch die letztere mitbestimmt wird. Auch die aktive Beteiligung der Nebenzellen an dem Bewegungsspiel wird vielfach bestritten.

a) Zusammenhang zwischen der Spaltweite und dem grenzplasmolytischen Werte

Wie man erwarten kann, sinkt der grenzplasmolytische Wert der Schliesszellen mit abnehmender und erhöht sich umgekehrt mit zunehmender Spaltweite. Dies trifft aber nur im grossen Ganzen zu. Im Laufe der Untersuchung stellte sich heraus, dass selbst bei einundderselben Pflanze die Schliesszellen mit höherem Si_g nicht immer eine grössere Spaltweite aufweisen. Die Annahme liegt nahe, dass der Turgor der umgebenden Gewebe hierfür verantwortlich ist. Der Turgor der Neben-, Epidermis- und Mesophyllzellen wurde längst als ein modifizierender Faktor für Spaltöffnungsbewegung anerkannt (von MOHL '56, DARWIN '98 LAIDLAW and KNICHT '16 u.a.m.) und zwar variert er mit den inneren

und äusseren Bedingungen. So steht er mit dem Wasserdefizit des Blattes, welches wiederum durch Transpiration, Wasserzufuhr usw. reguliert wird.

Um den Zusammenhang zwischen dem Wasserdefizit des Blattes und dem Si_g der Schliesszellen klarzustellen, wurde das Blatt mit weit geöffneten Schliesszellen längsgeteilt und die eine Hälfte in einer feuchten Schale, die andere in einer trockenen unter Verdunkelung aufbewahrt. Die Spaltöffnungen treten in die Schliessbewegung ein. Nach einiger Zeit wurde die Spaltweite und Si_g bestimmt. Wie aus Tabelle 29 ersichtlich ist, zeigen die schwach gewelkten Hälften immer weiter geöffnete Spaltöffnungen als die turgeszenten. Die Schliessbewegung geht also langsamer bei welkenden als bei frischen Blatthälften vor sich, eine Erscheinung, die von vielen Autoren beim Welken beobachtet wurde (DARWIN '98, LAIDLAW and KNIGHT '16, WEBER '26 d u.a.). Der grenzplasmolytische Wert ist aber bei turgeszenten Blatthälften, ungeachtet der kleineren Spaltweite, grösser als bei gewelkten.

TABELLE 29. Zusamenhang zwischen Spaltweite und Si_g der gewelkten und turgeszenten Hälften einunddesselben Blattes.

Nr. des Blattes		Vor dem Versuch	60′ nach Verdunkelung: Gewelkte Blatthälfte	60′ nach Verdunkelung: Turgeszente Blatthälfte
I	Spaltweite	22.5	11.9	10.6
	Si_g	70.9	10.9	22.2
II	Spaltweite	23.1	10.7	8.9
	Si_g	70.3	10.9	14.1
III	Splatweite	20.5	11.1	2.2
	Si_g	41.3	13.7	14.6
IV	Spaltweite	18.9	12.1	11.6
	Si_g	41.0	9.3	10.3
V	Spaltweite	26.1	7.4	5.7
	Si_g	58.6	7.6	11.8

Dass die Spaltweite durch die Spannung der umgebenden Gewebe stark beeinflusst wird, geht aus den Anstichversuchen der Nebenzellen von HEATH ('38) und MONJI ('38c) deutlich hervor. Ich selber konnte ihre Angaben bei *Zebrina pendula* mit Hilfe vom Mikromaniplator bestätigen. Beim Abheben der Epidermis von dem Mesophyll verändert sich die Spalte (STÅLFELT '29c). Die Veränderung wurde im Zusammenhang mit dem Turgeszenzzustande des Blattes an der frischen und welkenden Hälfte einunddesselben Blattes untersucht, indem ich die Spaltweite an dem Blattstücke wie auch an der Epidermis im flüssigen Paraffin bestimmte. Bei *Zebrina* wurden immer diejenigen Stellen des Schnittes zur Untersuchung ausgewählt, wo die Epidermiszellen beim Anfertigen des Schnittes zugrundegegangen und die Nebenzellen unverletzt geblieben

TABELLE 30. Zusammenhang zwischen der Spalterweiterung beim Abheben der Epidermis und dem Turgeszenzzustande der Blätter. Die eine Blatthälfte in feuchter, die andere in trokener Schale eine Stunde lang verdunkelt.

Nr. des Blattes	I		II		III		IV	
Turgeszenzzustand	Turges-zent	Ge-welkt	Turges-zent	Ge-welkt	Turges-zent	Ge-welkt	Turges-zent	Ge-welkt
Spaltweite am Blattstück	7.6	9.8	2.2	9.0	3.2	6.0	4.1	6.1
Spaltweite an der Epidermis	15.6	12.1	13.7	9.8	8.9	6.7	11.3	6.5

waren. Wie aus Tabelle 30 hervorgeht, sind die Stomata bei der welkenden Blatthälfte weiter geöffnet als bei der turgeszenten. Beim Abheben der Epidermis erfährt die Spaltweite immer eine Erweiterung, die bei der turgeszenten Blatthälfte beträchtlich grösser als bei der welkenden ist, sodass die Spaltweite an der Epidermis der ersteren viel grösser als die der letzteren wird. Wir wissen also, dass die Schliesszellen je nach dem Turgeszenzzustande durch die umgebenden Gewebe mehr oder minder stark zusammengedrückt sind.

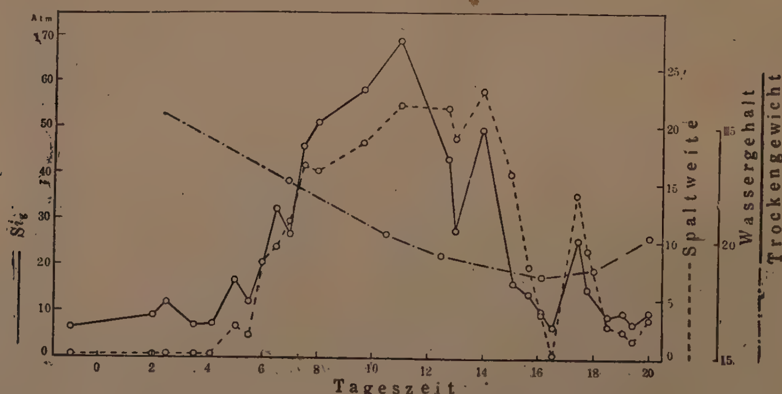


Fig. 8a. Tagesverlauf der Spaltöffnungsbewegung von *Zebrina pendula* im Gewächshaus. 10. VII '39.



Fig. 8b. Klimatische Bedingungen des Versuches von Fig. 8a.

Um zu wissen, wie weit die Stomata durch den Turgeszenzzustand des Blattes modifiziert werden, habe ich den Tagesverlauf der Spaltöffnungsbewegung im Zusammenhang mit dem Wassergehalt der Blätter untersucht (Fig. 8a und 8b).(1) Spät am Tage vor dem Versuche hatten wir starke Regengüsse, was zu einem frühen Anbruch der Dämmerung geführt hatte. Der Versuchstag (11. VII '39) war bis 15 Uhr schön, dann hatten wir schwachen Regen. Die Pflanzen wurden im bedeckten Gewächshaus auf den Tisch gestellt und mit weissen Vorhängen vor direktem Sonnenschein geschützt, um starkem Welken vorzubeugen. Sie wurden am Vortage um 15 Uhr genügend begossen und erhielten am

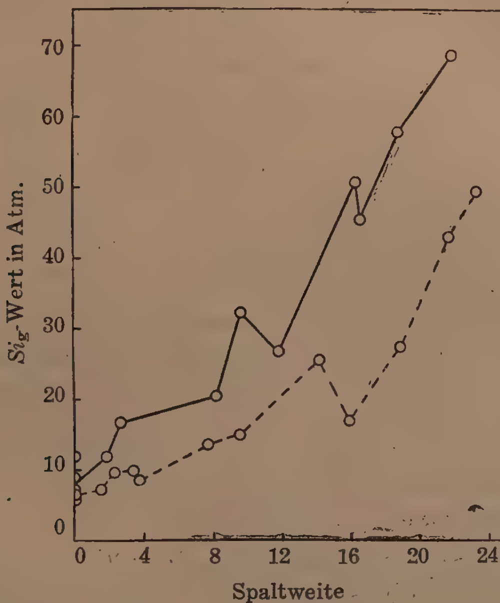


Fig. 9. Zusammenhang zwischen der Spaltweite und dem grenzplasmolytischen Werte. Ausgezogene Kurve: die Werte der Morgenstunden, gestrichelte Kurve: die Werte vom Nachmittag. Nach dem Versuch von Fig. 8a. Als Ausgangspunkte der Kurven wurden die Durchschnittswerte von Si_g bei geschlossenen Stomata ausgewählt.

Versuchstage kein Wasser, sodass gegen Mittag ein schwaches Welken der Pflanzen beobachtet wurde, das gegen Abend wieder zurückging. Die Beobachtungen wurden mit Unterbrechungen von etwa 1/2 bis 1½ Stunden möglichst an gleichaltrigen Blättern verschiedener Pflanzen ausgeführt. Die Zahl der Beobachtungen ist nur gering und man kann nicht erwarten, dass die Resultate das durchschnittliche Verhalten der Pflanzen ganz genau wiedergeben. Doch können wir hier ein ungefähres Bild des Tagesverlaufs veranschaulichen. In der Nacht bleiben die Spaltöff-

(1) Die Helligkeit wurde mit der WESTONschen Photronic Cell gemessen.

nungen geschlossen. Der osmotische Druck schwankt zwischen 6.5 und 11.9 Atm. Von 5 Uhr morgens an tritt die Öffnungsbewegung auf, die die Zunahme des Drucks mit sich führt. Der maximale Druck wurde um 11 Uhr beobachtet. Die maximale Spaltweite liegt in der Kurve aber etwas nach rechts verschoben, und fällt auf 14 Uhr. Nun steigen die beiden Kurven allmählich ab, bis sie sich mit dem Anbruch der Dämmerung ihrem tiefsten Wert nähern. Trägt man den Druck zur Spaltweite als Abszisse ein, so können wir keinen klaren Zusammenhang zwischen den beiden Grössen wahrnehmen. Alle Punkte liegen unregelmässig zerstreut. Wenn man aber die Punkte in zwei Gruppen, d.h. die vom Vormittag und die vom Nachmittag, getrennt betrachtet, so kann man in Figur 9 zwei Kurven bekommen. Die Kurve vom Nachmittag liegt viel tiefer als die Vormittages-Kurve. Die Erscheinung kann auf die durch das Wasserdefizit der Blätter verursachte Turgorverminderung am Nachmittag zurückzuführen sein. Die Blätter zeigten wirklich am Nachmittag ein schlaffes Aussehen; die Bestimmung des Wassergehalts zeigte hier auch den kleineren Wert als am Vormittag.

b) Grenzplasmolytischer Wert der Nebenzellen

Die Nebenzellen der Stomata verhalten sich in physiologischer Hinsicht anders als die übrigen Zellen des Hautgewebes und nehmen oft eine Mittelstellung zwischen den Schliesszellen und den Epidermiszellen ein (WEBER '26e und LILIENSTERN '35). Nach STRUGGER und WEBER ('26) sollen sie bei *Galium mollugo* durch die Schwankung der Stärkemenge an der Spaltöffnungsbewegung beteiligt sein (bestritten von SCARTH '27).

Wir untersuchten, ob der grosse Unterschied in den Si_g-Werten mit verschiedenen Plasmolytika ebenso bei den Nebenzellen wie bei den Stomata anzutreffen ist und ob Si_g der ersteren mit dem Öffnungszustande der letzteren irgendeiner Schwankung unterliegt oder nicht. An der Hälfte eines Blattes mit geöffneten Stomata wurde das Si_g der Nebenzellen mit KCl, $CaCl_2$ und Rohrzucker bestimmt. Die andere Hälfte wurde in angefeuchteter PETRI-Schale im Dunkeln liegen gelassen. Eine Stunde nach Verdunkelung wurde sie ebenso untersucht. Wie aus Tabelle 31 ersichtlich ist, steht Si_g(KCl) von Lateral- sowie von Polnebenzellen höher als Si_g($CaCl_2$) und Si_g(Rohrzucker). Vergleicht man die Werte der Lateral- und Polnebenzellen miteinander, so ist ein kleiner Unterschied zu ersehen. Obwohl der Unterschied meistenfalls innerhalb der Fehlergrenze liegt, scheint er doch zu existieren, da unter 12 vergleichbaren Messungen nur bei einem Falle—Si_g(Rohrzucker) des Blattes II—der Wert von den Polnebenzellen sich kleiner als der von Lateralnebenzellen erwies.

TABELLE 31. Si_g(KCl), Si_g($CaCl_2$) und Si_g(Rohrzucker) der Nebenzellen im Zusammenhang mit dem Öffnungszustande der Stomata. Druckunterschied der Plasmolytika, KCl: 0.8, CaCl: 0.6, Zucker: 0.3 Atm.

Nr. des Blattes	Öffnungszustand	Lateralnebenzellen			Polnebenzellen		
		Si_g(KCl)	Si_g($CaCl_2$)	Si_g(R)	Si_g(KCl)	Si_g($CaCl_2$)	Si_g(R)
I	Weit geöffnet	3.9	2.6	2.4	3.5	2.4	2.1
I	1h nach Versunkelung, geschlossen	3.8	2.6	2.0	3.7	2.6	2.0
II	Weit geöffnet	4.2	2.5	3.4	3.9	2.4	3.6
II	1h nach Verdunkelung, geschlossen	4.6	2.9	3.2	3.8	2.8	3.0

Aus den Versuchen kann man schliessen, dass bei den Nebenzellen der Unterschied von Si_g(KCl) und Si_g($CaCl_2$) bzw. Si_g(Rohrzucker) denjenigen Unterschied nicht übertrifft, welcher bei anderen Zellarten mit angeführten Plasmolytika immer gefunden wurde. Daher ist es ziemlich belanglos, welches Plasmolytikum zur Untersuchung der Nebenzellen herangezogen wird. In dieser Hinsicht verhalten sich die Schliesszellen von den andern umgebenden Zellarten merklich abweichend.

Mit allen Plasmolytika kann kein Zusammenhang zwischen Si_g der Nebenzellen und dem Öffnungszustande der Stomata festgestellt werden. Der Unterschied ist nicht nur unregelmässig, sondern liegt auch meistenfalls innerhalb der Fehlergrenze. Bei *Zebrina pendula* beteiligen sich also die Nebenzellen an der Spaltöffnungsbewegung nicht aktiv, wenigstens nicht in dem Sinne, dass sie durch die Veränderung der osmotischen Wirksamkeit auf den Turgor der Schliesszellen einen Einfluss ausüben.

B. Mikroskopische und mikrochemische Veränderungen der Schliesszellen bei der stomatären Bewegung

Bevor wir der Frage über den Mechanismus der Turgorschwankung nähertreten, möchten wir die Veränderungen in den Schliesszellen eingehend beobachten. Wie schon aus den Arbeiten vieler Forscher hervorgeht, ist die stomatäre Bewegung nicht nur von stofflichen, sondern auch von protoplasmatischen Veränderungen in den Schliesszellen begleitet. Diese äussern sich in der Plasmolyse-Zeit und -Form (WEBER '25b), in der Permeabilität (KISSELEW '25 und LINSBAUER '27), in dem Zustande des Kerns (WEBER '26a und 27, SCHINKE '37 und '38), in der Protoplasmaströmung (WEBER '27), in der Lage der Chloroplasten (WEBER '25a), in der Aggregation des Zellsaftes (BEYER '29 und SCARTH '29), in der Verschiebung der Wasserstoff-Ionenkonzentration (SAYRE '26, SCARTH '29 und '32, PEKAREK '34, SMALL and MAXWELL '39) und in

der Widerstandsfähigkeit verschiedenen Eingriffen gegenüber (WEBER '26b und LINSBAUER '26).

a) Intrazelluläre Veränderungen der Schliesszellen

In geöffnetem Zustand ist der Kern der Schliesszellen von *Zebrina pendula* in den Morgenstunden stark lichtbrechend, besitzt einen scharf hervortretenden Umriss und liegt an die Bauchwand angeschmiegt. Er ist nicht immer kugelig, indem die Fortsätze des umgebenden Cytoplasmas bis zur Rückenwand angespannt werden. Eine Plasmaströmung lässt sich nicht beobachten. Die Chloroplasten stehen meistens in Profilstellung, sind stark abgeflacht an die Wand angedrückt und wandständiges Plasma zwischen den Chloroplasten und der Zellwand lässt sich nicht bemerken. Bei geschlossenen Schliesszellen ist der Kern am Nachmittag kugelig und etwas grösser als im geöffneten Zustand. Er ist hyalin oder sehr schwach granuliert. Man bekommt den Eindruck, als sei die Schliesszelle in der Mitte durch eine Vakuole in zwei Teile geteilt. Im Gegensatz zum geöffneten Zustand ist der Zellsaft hier stärker lichtbrechend als der Kern. Oft lässt sich starke Aggregation des Zellsaftes beobachten. Das Cytoplasma strömt lebhaft. Diese Beobachtungen stimmen vollauf mit den Angaben von WEBER ('27) überein, der mit *Rumex acetosa* und *Vivia Faba* arbeitete. Ähnliche Veränderungen des Kerns im Zusammenhang mit der stomatären Bewegung wurden auch von SHINKE ('37 u. '38) konstatiert. Abgesehen von kleinen Verschiedenheiten ist die letztere, im grossen Ganzen bei vielen Pflanzen[1] dieselbe.

Wie schon erwähnt wurde, treten beim Wässern plötzliche Schliessbewegung bzw. starke Herabsetzung von Si_g der Schliesszellen ein. Hand in Hand damit gehen auch die Veränderungen in den Schliesszellen vor sich, die denjenigen bei der natürlichen Schliessbewegung weitaus gleichen. Mit sich verstärkender Spaltverengung wird der Umriss des Kerns immer undeutlicher und grösser im optischen Querschnitt. Ich habe diesen Umriss knapp nach Eintauchen sowie nach langem Verweilen im Wasser mit dem Zeichenapparat gezeichnet und die Oberfläche planimetrisch bestimmt. Sie vergrössert sich dabei im Durchschnitt von 5 Kernen 1.6 mal. Nimmt man den Kern als Kugel an, so nimmt er etwa um das Zweifache seines Volumens zu.[2]

Die starke Lichtbrechung des Kerns geht dabei allmählich verloren und eine fein granulierte Struktur kommt nun zum Vorschein, die mit

(1) *Tradescantia virginica*, *Vicia Faba*, *Rhoeo discolor* und *Dahlia variabilis*. Bei *Sagittaria sagittifolia*, *Podophyllum pleianthum* und *Ceratopteris thalictroides* konnte SINKE keine Veränderung des Kerns konstatieren.

(2) In dem zur Blattoberfläche senkrecht stehenden Schnitte kann man auch die Vergrösserung des optischen Querschnittes konstatieren. Eine zahlenmässige Bestimmung liess sich der grossen Veränderlichkeit wegen nicht ausführen.

der Volumvergrösserung des Kerns nach und nach wieder undeutlicher wird (Fig. a, b und c, Tafel I). Das Lichtbrechungsvermögen des Kerns wird nun kleiner als das des Zellsaftes, sodass der Kern wie eine Vakuole aussieht. Hier haben wir es mit einem Quellungsvorgang des Kerns zu tun. Das Hervortreten bzw. das Verschwinden des chromatischen Retikulums soll nach SHINKE durch den Unterschied von Chromonema und Karyolymph im Lichtbrechungsindex bei verschiedenem Quellungsgrad des Kerns zu erklären sein.

In KCl-Lösung sind sowohl die Geschwindigkeit der Veränderung wie auch der Endzustand des Kerns je nach der Konzentration verschieden. Je höher die letztere ist, desto langsamer verändert sich der Kern und desto schwächer gequollen ist er im Endzustand (Fig. e, f und g Tafel I). Die Veränderung des Kerns geht hier also zu der Verengung der Spalte und der Erniedrigung von Si_g ungefähr parallel.

Der Chloroplast wird hierbei etwas stärker nach dem Zellinnern herausgewölbt und rückt aus seiner wandständigen Lage nach innen, sodass er von der Zellwand durch das dünne wandständige Plasma getrennt wird. Man bekommt den Eindruck, als habe das letztere durch Quellung in der Dicke zugenommen.(1) Die langsame Protoplasmaströmung lässt sich nun an verschiedenen Teilen der Zelle beobachten.

Dazwischen tritt im Zellsaft eine bemerkenswerte Veränderung ein (Fig. d, Tafel I). Zuerst werden die Plasmastränge, die im Zellsaft angesponnen sind, undeutlicher und der Saftraum nimmt in der Lichtbrechung zu. Gleichzeitig kommen im Zellsaft oft kleine Körner zum Vorschein, die sich in lebhafter BROWNscher Bewegung befinden. Dann nimmt der Saftraum eine komplizierte, eigenartige Gestalt an, die der Aggregation in den Zellen gereizter Tentakel von Drosera ähnelt (vgl. WEBER '30b). Die Plasmastränge, die beim Versuchsbeginn sichtbar waren und nun verschwunden waren, kommen als breitere hyaline Stränge zwischen den aggregierten Safträumen wieder zum Vorschein. Die Entmischung tritt oft so stark auf, dass die einzelnen Chloroplasten schwer zu beobachten sind. Nach längerem Verweilen im Wasser fliessen die Vakuolen zu grösseren Vakuolen zusammen, ihre Anzahl vermindernd. Mit dem Rückgange der starken Entmischung ist eine Herabsetzung der Lichtbrechung des Zellsaftes verbunden. Bei der Schliessbewegung weit geöffneter Stomata durch plötzliche Verdunkelung vollziehen sich in den Schliesszellen auch dieselben protoplasmatischen Veränderungen, die oben geschildert wurden und deren weitere Beschreibung sich daher hier

---

(1) Die grössere Resistenz der Schliesszellen geöffneter Stomata den äusseren Eingriffen gegenüber soll durch den stärker entquollenen Zustand des Protoplasmas (WEBER '26b und '32a), durch die herabgesetzte Permeabilität (LINSBAUER '27) oder durch die kleinere Wasserstoffionenkonzentration im geöffneten Zustand (WEBER '26b und LEPESCHKIN '38) erklärbar sein.

erübrigt. Den Entmischungsvorgang kann man auch bei der natürlichen Schliessbewegung beobachten.(1) Er ist am Nachmittag von Schönwettertagen besonders oft anzutreffen, wo die Stomata vom maximalen Öffnungszustand zur Schliessbewegung übergehen. Die Intensität der Aggregation aber unterliegt, aus hier nicht näher zu analysierenden Gründen, bei einzelnen Blättern grossen Schwankungen. Bei *Commelina communis* kann man keine Entmischung des Zellsaftes beobachten, obwohl der Kern und die Strömung des Cytoplasmas eine ähnliche Veränderung wie bei *Zebrina* erfahren (Fig. k und l, Tafel I).

b) Schwankung des Kalium-Gehaltes der Schliesszellen

Die Schliesszellen weichen von den anderen Zellen des Hautgewebes durch besondere Inhaltsstoffe ab. Abgesehen von dem Vorkommen der Chloroplasten bzw. der Stärke und dem Plasmareichtum seien hier die reduzierende Substanz (LINSBAUER '26 und HÖFLER '39) und der "Gerbstoff" genannt (HAMORAK '15 u. '24, ARENDS '26 METZNER '30 und FISCHER '31). Auch weisen sie mit der Bewegung einen besonderen Stoffwechsel auf. Ich habe die Schliesszellen der benutzten Pflanzen auf Zucker, Fette, Eiweiss, Gerbstoff und anorganische Salze hin geprüft. Soweit meine mikrochemischen Erfahrungen reichen, unterliegen die Stärkemenge und der Kalium-Gehalt durch die Spaltöffnungsbewegung einwandfrei einer Schwankung. Ich möchte im Folgenden meine Beobachtungen über Kalium ausführlich berichten. Auf den vielfach untersuchten Stärkeumsatz wird in einem eigenen Abschnitt näher eingegangen werden.

Nachdem MACALLUM ('05) zuerst die Anhäufung der Kalium-Kobaltnitrit-Kristalle an der Rückenwand der Schliesszellen beobachtete, erschienen einige Untersuchungen über den Kaliumnachweis an Stomata (KELLER '18 und '27 und LLOYD '25). MACALLUM hat diese Lokalisation im Zusammenhang mit der Spaltöffnungsbewegung aufzuklären versucht. Nachher wurden aber von anderen Autoren schwerwiegende Bedenken erhoben, ob man aus der Lokalisation des Reaktionsniederschlages den richtigen Rückschluss auf die Verteilung der gelösten Stoffe ziehen könne oder nicht. Zumal wurde es neuerdings bekannt, dass die Spaltöffnung auf die Verteilung des Reaktionsniederschlages einen sonderbaren Einfluss ausüben kann (LIEBALT '38). Die Verteilung der Kristalle scheint hier eher von sekundärer Natur zu sein. Dies trifft besonders zu, wenn man die Reduktion des K-Niederschlags durch H_2S zur Sichtbarmachung zur Hilfe zieht, weil die Spur Kobaltnitrit-Reagens sich nur mit Schwie-

(1) Der Entmischungsvorgang ist auch bei *Rhoeo discolor* deutlich zu beobachten. Nach LEITGEB ('82) enthalten die Schliesszellen von *Galtonia candicans* im geschlossenen Zustand granuläre Gebilde, während sie im geöffneten Zustand ganz hyalin sind.

rigkeit aus dem Objekt entfernen lässt. So habe ich das mit dem Reagens nach MACALLUMS Vorschrift oder nach der von MOLISCH modifizierten Form behandelte Epidermisstück in Eiswasser oder 10% Essigsäure geschwenkt und sofort in Glyzerin beobachtet. Schwache Gelbfärbung des Objektes bietet keine Hindernisse für die Untersuchung.

Bringt man die Stomata von *Zebrina pendula* im geöffneten Zustand ins Reagens, so verschmälern sich die Spalten plötzlich und alle Schliesszellen sind plasmolysiert. Einige Minuten verbleiben sie in diesem Zustande, indem die gelbbraune Flüssigkeit von dem plasmolysierten Protoplasten scharf abgehalten wird. Nun wird plötzlich das Plasmalemma undeutlich und augenblicklich kommen grosse Mengen dunkelbrauner Kristalle zustande. Sie treten unregelmässig in den Zellen verteilt oder an den Chloroplasten angehäuft auf. Oft kann man die letzteren durch Anhaüfung der Niederschläge nicht einzeln wahrnehmen. Auch in den Epidermiszellen bilden sich Kristalle, doch fällt die Reaktion in den Schliesszellen sehr stark aus, sodass die letzteren wie dunkle Inseln unter den ersteren hervortreten. Arbeitet man mit Epidermisstücken mit geschlossenen Spaltöffnungen, so tritt hier die Reaktion in den Schliesszellen nicht in stärkerem Masse wie in den Epidermiszellen auf. Sie verteilt sich gleichmässig in allen Zellen des Hautgewebes. Dies trifft bei allen geschlossenen Spaltöffnungen zu, gleichgültig, ob sie durch Welken, Verdunkelung oder Wässern zum Schliessen gebracht worden sind.

Bei *Commelina communis* kann man auch die Anhäufung von Kalium in den Schliesszellen geöffneter Stomata konstatieren, wenn man die Epidermis vorher ein oder zwei Minuten lang im Wasser oder in verdünnter NaCl-Lösung evakuriert, um die Luftblasen an Atemhöhlen zu beseitigen. Durch Reagenszusatz schliessen sich die Stomata blitzschnell und zeigen keine Plasmolyse. Allzulanges (5–10 Minuten) Wässern bringt sie zum Schliessen und, damit im Zusammenhang bleibt die Reaktion in den Schliesszellen aus. An nicht evakurierter Epidermis tritt der Unterschied zwischen den Epidermis- und den Schliesszellen undeutlicher auf. Hierfür kann wohl das langsamere Eindringen des Reagens verantwortlich sein, das durch die Luftblasen an Atemhöhlen bewirkt wird. Nach LLOYD ('25) und LIESEGANG ('31) soll die Lokalisation der Niederschläge mit der Wanderungsrichtung des Reagens in engem Zusammenhang stehen. An der Berührungsstelle des letzteren mit dem Zellinhalt bildet sich der Kristallkeim, der um sich herum ein Diffusionsgefälle, sowohl von Kalium als auch vom Reagens, bildet und die beiden zu sich selbst hinreisst, wodurch die natürliche Verteilung der ersteren vollständig gestört wird.

Bei nicht evakurierten Epidemen dringt das Reagens langsamer ein und trifft mit dem inzwischen aus den Schliesszellen heraustretenden Kalium zusammen, was die natürliche Verteilung völlig verwischt. Durch

Evakurieren lassen sich die an den Atemhöhlen anhaftenden Luftblasen beseitigen und das Reagens dringt viel leichter und schneller ein.

Bei *Zebrina pendula* liegt das Verhältnis etwas anders, weil die Schliesszellen durch das Reagens zuerst plasmolysiert werden und dadurch einer allseitigen Einwirkung des Reagens ausgesetzt werden können. Bei den durch Evakurieren der Luftblase beraubten Epidermisstücken können wir uns keinen Unterschied der Wirkungsweise des Reagens mit dem Öffnungsgrade denken, ebenso bei den Schliesszellen am äussersten Schnittrand, wo nicht nur die Epidermiszellen sondern auch die Nebenzellen stark beschädigt und deren Inhalt vollständig ausgelaugt wird.

Wir können hier die Resultate nicht als blosses Artefakt ansehen. Die Veränderung des Kaliumgehalts geht sehr schnell vor sich, wie Tabelle 32 und 33 zeigen. Die Permeabilität der Schliesszellen für das K-Ion erhöht sich bei der Schliessbewegung plötzlich und das Kalium wird nach aussen gelassen, während es bei der Öffnungsbewegung durch irgendeinen, zur Zeit noch unerklärten Mechanismus in den Schliesszellen angereichert wird. Verdunkelte Pflanzen führen kein Kalium in den Schliesszellen. Mit der Öffnungsbewegung im Licht kann man allmähliche Anhäufung desselben beobachten.

Einer Annahme, dass man das Kalium in Schliesszellen geschlossener Stomata in maskierter Form vorfindet, können wir—in Anbetracht unserer Kenntnisse über die Form von Kalium in den Pflanzen—kaum beipflichten. Hier kommt es in der Ionen- oder leicht ionisierbaren Form vor. Das Kalium also, das die Stomata unter experimentellen Bedingungen zur Öffnungsbewegung veranlasst (ILJIN '22 a, b u. c, WEBER '23, STRUGGER u. WEBER '25 u. '26 und HAAS-POETZL '31), spielt auch bei der normalen Spaltöffnungsbewegung eine wichtige Rolle.

Nun wurde untersucht, wie sich der Kalium-Gehalt bei verschiedenen experimentellen Behandlungen verändert und in welchem Zusammenhang er mit Si_g steht. Bringt man das Blatt mit weit geöffneten Stomata ins Wasser, so tritt eine starke Herabsetzung von Si_g und mikroskopische Veränderungen ein. Damit Hand in Hand geht auch die Verminderung von Kalium vor sich. In $CaCl_2$ und Rohrzuckerlösung wurden auch eine Si_g-Abnahme und das Verschwinden von Kalium gleichzeitig beobachtet. Bei dem Versuche in Tabelle 32 betrug die Spaltweite bei Versuchsbeginn 26.7 μ. Hier wurde der Grad des Kalium-Gehalts in 3 Klassen geteilt. Wenn die Schliesszellen nicht mehr Kalium als in den umgebenden Zellen enthalten, so wurden sie mit „–" gekennzeichnet. Nach 3 Minuten in 0.2 $CaCl_2$, 0.3 NaCl, 0.4 Mol Rohrzucker und Wasser enthalten die Schliesszellen sehr viel Kalium (Fig. m und o, Tafel 1). 20 Minuten nach Eintauchen nimmt die Spaltweite im Wasser bis 8.7 μ ab. In 0.5 Mol Rohrzucker und 0.2 Mol $CaCl_2$-Lösungen befinden sich die Schliesszellen alle plasmolysiert. Si_g stieg in jenem Falle bis unter 13 Atm. und

TABELLE 32. Veränderung des Kalium-Gehaltes der Schliesszellen geöffneter Stomata durch verschiedene Behandlung. Spaltweite vor dem Versuch=26.7μ. *Zebrina pendula.* Epidermis.

Behandluug		Versuchsdauer 5′	20′	1h	6h
0.5 Mol Rohrzucker	Spaltweite	——	(0.7)	(0.5)	(0.5)
„	K-Gehalt	+++	+	—	—
0.2 Mol CaCl	Spaltweite	——	(0.4)	(0.3)	(0.4)
„	K-Gehalt	+++	+	—	—
0.3 Mol NaCl	Spaltweite	——	23.5	20.8	24.0
„	K-Gehalt	+++	+++	+++	++
Wasser	Spaltweite	——	8.7	8.7	4.9
„	K-Gehalt	+++	++	—	—

in diesem bis unter 15 Atm. ab. Bei allen war eine starke Verminderung von Kalium zu konstatieren (Fig. n und p, Tafel I). In 0.3 Mol NaCl aber tritt keine Schliessbewegung ein, indem nach 20 Minuten die Spalte 23.5 μ beträgt. Das Kalium ist in grossen Mengen vorhanden wie zum Versuchsbeginn. Hier tritt keine intrazelluläre Veränderung auf. Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Si_g- und Kaliumgehaltsabnahme gleichzeitig erfolgen. Nach langem Verbleiben in NaCl-Lösung vermindert sich auch das Kalium in den Schliesszellen allmählich.

TABELLE 33. Veränderung des Kalium-Gehaltes der Schliesszellen geöffneter Stomata durch verschiedene Behandlung. Spaltweite vor dem Versuch=21.4μ. *Zebrina pendula.*

Behandlung		Versuchsdauer 3′	30′	1h	6h
Epidermis in 0.3 Mol NaCl	Spaltweite	——	18.8	24.2	21.0
„	Kernzustand	I	I	I	I
„	K-Gehalt	+++	+++	+++~++	—
Epidermis in Wasser	Spaltweite	——	3.2	1.0	0
„	Kernzustand	I	II-III	III	III
„	K-Gehalt	+++	++	+	—
Blattstück, Verdunkelung	Spaltweite	——	3.1	0.7	0
„	Kernzustand	I	III	III	III
„	K-Gehalt	+++	+	+	—

Bei dem in Tabelle 33 wiedergegebenen Versuche war die anfängliche Spaltweite 21.4 μ. Auch hier konnte man die Verminderung von Kalium mit der Schliessbewegung im Wasser und im Dunkeln beobachten. In 0.3 Mol NaCl blieben die Stomata weit geöffnet und der Kaliumgehalt veränderte sich lange Zeit nicht, bis er erst nach 6 Stunden stark vermindert wurde. Das Kalium scheint hier von Natrium ausgetauscht zu werden. Solange die Stomata weit offen bleiben, ist der Kern der Schliess-

zellen kompakt und stark lichtbrechend (vgl. Fig. e–g, Tafel I).[1] Die Schliesszellen der Stomata, die durch NaCl-Wirkung zum Öffnen gebracht werden, enthalten kein Kalium, sodass die Möglichkeit, dass bei der Schliessbewegung das Kalium in maskierter, durch gewöhnliche Methoden nicht nachweisbarer Form übergeführt wird, ausgeschlossen ist. Hier handelt es sich um das wirkliche Entlassen aus den Schliesszellen.

C. Zusammenhang zwischen der Stärkemenge und dem grenzplasmolytischen Werte

Der Zusammenhang zwischen dem Stärkegehalt und der Spaltöffnungsbewegung ist längst bekannt. Mit der Öffnungsbewegung geht die Verminderung der Stärke in den Schliesszellen Hand in Hand, bis im sehr weit geöffneten Zustand oft vollständiges Verschwinden derselben auftritt. In sich schliessenden Stomata nimmt dagegen die Stärkemenge allmählich zu. Doch fehlt es nicht an Beobachtungen, bei denen ein engerer Zusammenhang zwischen der Öffnungsweite und der Stärkemenge zu fehlen scheint. So gab KISSELEW ('25) an, dass die Stärkemenge bei vorübergehender Veränderung des Öffnungszustandes unverändert bleibt und SCARTH ('32) beobachtete geschlossene Schliesszellen mit spärlicher Stärkemenge am Schnittrande gewässerter Epidermisstücke von *Zebrina pendula*. Beide Autoren machten die Permeabilitätsveränderung dafür verantwortlich. SAYRE ('26) gab auch an, dass die vorübergehende Schliessbewegung bei *Rumex patientia* in den Mittagsstunden keine Veränderung der Stärke nach sich zieht. In diesen Fällen sind wir nicht sicher, ob die Veränderung der Spalte wirklich durch die Schwankung von Si_g verursacht wurde. Da die Öffnungsweite der Stomata, wie aus früheren Abschnitten hervorging, sich durch den Turgor der umgebenden Gewebe mitbestimmen lässt, so kann der Zusammenhang zwischen derselben und der Stärkemenge sehr kompliziert gestaltet sein. Mir kommt es hier darauf an zu untersuchen, in welchem Zusammenhang nicht die Spaltweite, sondern Si_g mit der Stärkemenge steht.

Um diesem Punkte näherzutreten, ist es notwendig, die Stärkemenge genau und, wenn möglich, vor allem quantitative zu bestimmen. Eine Schliesszelle von *Zebrina pendula* besitzt 15–20 Chloroplasten und jeder Chloroplast enthält 4 bis 6 Stärkekörner, sodass die gesammte Zahl derselben oft über 80 beträgt. Bei der Öffnungsbewegung verkleinern sich die einzelnen Körner zuerst in der Grösse und die Zahl derselben bleibt nahezu unverändert. Bei zunehmender Öffnung kommen die kleineren zum Verschwinden, wodurch eine Abnahme in der Körnerzahl zustande-

(1) Ob der Feinbau des Kerns dabei unverändert bleibt oder nicht, bleibt dahingestellt.

kommt. Die Körner abzuzählen, um die Stärkemenge quantitativ zu ermitteln, wie es von einigen Autoren (KISSELEW '25 und MONJI '38c) getan wurde, ist nicht nur zeitraubend, sondern auch sehr unsicher.[1] Durch Jodjodkali-Lösung können die einzelnen Körner nicht sichtbar gemacht werden. Nachdem ich sie zuerst nach Zusatz von Chloraljod mit Hilfe des Zeichenapparates zu zählen versucht habe, bestimmte ich sie halbquantitativ folgendermassen: Zuerst werden die Schnitte mit absolutem Alkohol fixiert und, wenn nötig, die Spaltweite gemessen, darauf mit Eau de Javelle behandelt und mit Jodjodkali gefärbt. Dadurch wird die Gelbfärbung der Grundmasse der Chloroplasten vermieden und die einzelnen Körner kommen deutlich zum Vorschein (HEINRICHER '86). Allzulange Behandlung mit Eau de Javelle führt zu einer vollständigen Zerstörung der Chloroplasten und zur Anhäufung der Teilkörner an beiden Polen der Zellen, was eine Schätzung schwierig macht. Chloraljod wurde deshalb vermieden, weil die Färbung an den verschiedenen Teilen des Schnittes nicht gleichzeitig auftritt und überdies die Stärke allmählich durch Verquellen verlorengeht. Die Menge der Stärke habe ich mit phographischen Skalen vergleichend bestimmt. Sie wurde, von I beginned bis zur maximalen Menge V, in 5 Stufen eingeteilt. Vollständiges Verschwinden wurde mit O bezeichnet. Wenn die Stärkemenge bei einzelnen Schliesszellen einunddesselben Schnittes eine Schwankung zeigte, so wurde dies durch Benutzung von zwei Ziffern, z.B. I–II angezeigt.

Bringt man das Blatt mit geöffneten Stomata ins Dunkle, so tritt eine starke Herabsetzung des grenzplasmolytischen Wertes und eine schwache Vermehrung der Stärke in den ersten 60 Minuten oder so ein; nach einigen weiteren Stunden nimmt der osmotische Druck sehr schwach ab, während sich die Stärke sehr beträchtlich vermehrt. Der osmotische Druck fällt anfangs sehr schnell dann aber immer langsamer ab, bis er sich nach einigen Stunden asymptotisch dem tiefsten Wert nähert. Die Stärkemenge nimmt aber zuerst sehr schwach und dann immer stärker zu. Im ersten Augenblick nach der Verdunkelung kann man oft keine Stärkeanreicherung konstatieren. Aus den Beobachtungen bekommt man den Eindruck, dass es sehr fraglich ist, ob die Stärkemenge und der osmotische Druck hier in direktem Zusammenhang stehen. Da aber die Schätzung der Stärke von qualitativer Natur ist, lässt sich Sicheres darüber nicht aussagen.

In weiteren Versuchen bestimmte ich sehr früh in den Morgenstunden an einem kleinen Blattausschnitt den Öffzungszustand, die Stärkemenge und den osmotischen Wert. Die Blätter, von denen ein kleiner Teil genommen wurde, wurden unter günstigsten Bedingungen bis zum Mittag an der Pflanze gelassen. Die Spaltöffnungen solcher Blätter

(1) Dies wurde schon von LINSBAUER ('27) bewiesen.

verhalten sich ganz normal wie die intakten Blätter, abgesehen von den in der Nähe der Schnittränder befindlichen, die kleinere Spaltweiten aufweisen. Gegen Mittag wurden die Blätter abgepflückt und in einer feuchten, verdunkelten Schale aufbewahrt, bis ich nach einer Stunde wieder untersuchte. Die Stomata waren in den Morgenstunden viel weiter geöffnet und die Schliesszellen zeigten höhere Si_g-Werte als die verdunkelten. Trotzdem war die Stärkemenge bei beiden gleich bzw. bei den ersteren sogar grösser.

Daraus kann man ersehen, dass die Schliesszellen mit geringerer Stärkemenge nicht immer den höheren Si_g-Wert besitzen. Nach diesem orientierenden Versuche wurde eine Pflanze, die in der Dunkelkammer 48 Stunden geblieben war, im feuchten Kasten dem Morgenlicht ausgesetzt. Bei einem Blatte besassen die Schliesszellen vollkommen geschlossener Stomata ein Si_g von 6.1 Atm. und die Stärkemenge V. 2 Stunden nach Beleuchtung betrug Si_g 19.3 Atm. und die Stärkemenge III. Die Stomata öffneten sich nach 6 Stunden bis zu 26.6 μ, Si_g war 49.3 Atm. und die Stärkemenge II. Nun wurde das Blatt abgepflückt und verdunkelt. 45 Minuten danach ergaben sich folgende Werte: Spaltweite 9.2 μ, Si_g 9.9 Atm., Stärkemenge II. Hier tritt bei gleichbleibender Stärkemenge eine starke Herabsetzung von Si_g auf. Die Schliesszellen enthielten nach 2 stündiger Beleuchtung Stärke in grösserer Menge als die verdunkelten, während Si_g bei den erstern viel grösser ist. Auch ein anderes Blatt zeigte ein ähnliches Verhalten.

In einem ähnlichen Versuche wurde die Pflanze 36 Stunden im Dunkeln liegen gelassen. Früh am Morgen des Versuchstages zeigten die Stomata schon im Dunkeln eine schwache Öffnung und höhere Si_g-Werte als bei dem vorangegangenen Versuche; eine Erscheinung, die von vielen beobachtet und von SCARTH und anderen als "night opening" beschrieben wurde. Bei der Belichtung ging die Öffnungsbewegung schneller und energischer als beim vorigen Versuche vor sich, bis die Schliesszellen nach 3 Stunden einen Si_g-Wert von etwa 60 Atm. erreichten. Die Stärke verminderte sich dabei sehr stark bis zum annähernden Verschwinden. 15 Minuten nach Verdunklung fällt Si_g unter 15 Atm., also bis unter ein Viertel des ursprünglichen Wertes, ohne von einer beträchtlichen Stärke-Zunahme begleitet zu werden. Weitere Verdunkelung führte zu einer schwachen Abnahme von Si_g und einer starken Zunahme in der Stärkemenge. Die Schliesszellen besassen etwa 20 Minuten bis 2 Stunden nach Beleuchtung höhere Si_g-Werte als die Schliesszellen, die nach Erreichen der maximalen Spaltweite 15 Minuten lang verdunkelt worden waren. Die ersteren aber enthielten mehr Stärke als die letzteren, wie aus Tabelle 34 und Fig. 10 ersichtlich ist.

Trägt man Si_g des letztgenannten Versuches gegen die Stärkemenge als Abszisse in der Kurve ein, so ist der Bewegungszyklus aus zwei Kurven

TABELLE 34. Zusammenhang zwischen Spaltweite, *Sig* und Stärkemenge bei der Öffnungs- und Schliessbewegung von *Zebrina pendula*.

	Belichtung				Verdunkelung			
Blatt I								
Dauer der Belichtung bzw. der Verdunkelung	5′	1h	2h	4h12′	15′	30′	2h	4h
Spaltweite	5.3	20.2	23.0	25.9	10.1	0.7	0	0
Sig	9.9	33.2	42.8	58.7	13.8	10.0	8 0	7.0
Stärkemenge	IV–V	II	I–II	O–I	I	II–III	IV	V
Blatt II								
Dauer der Belichtung bzw. der Verdunkelung	15′	40′	1h30′	5h	15′	30′	2h	4h
Spaltweite	9.8	22.5	24.4	28.7	10.4	5.3	0	0
Sig	13.7	42.2	48.2	66.3	12.3	9.8	7.9	5.4
Stärkemenge	IV–V	II–III	I–II	O–I	I	II	IV	V

zusammengesetzt. Dafür, dass sie nicht geschlossen stehen, ist die nächtliche Öffnung verantwortlich. Die Öffnungs- und die Schliessungskurve stimmen nicht überein, wie man aus Figur 11 ersehen kann. Die erstere liegt viel höher als die letztere und steigt mit der abnehmenden Stärkemenge ungefähr linear auf, während die letztere mit zunehmender Stärkemenge anfangs steil abfällt und sich dann, fast horizontal laufend,

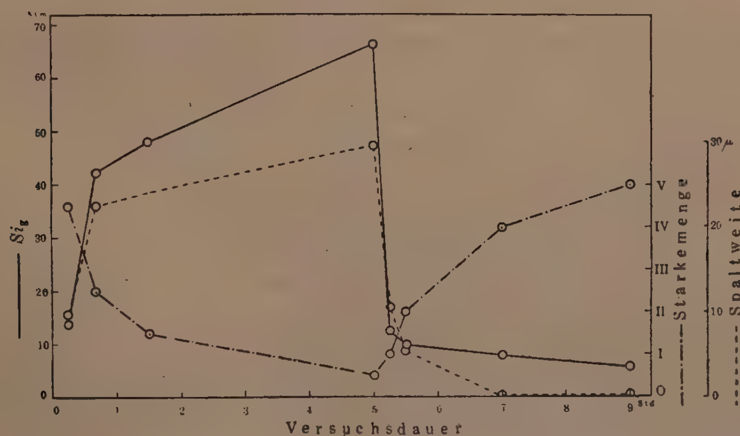


Fig. 10. Veränderungen der Spaltweite, der Stärkemenge und des grenzplasmolytischen Wertes bei Öffnungs- und Schliessbewegung. Nach 5-stündiger Belichtung verdunkelt. Blatt II von Tabelle 34.

dem Anfangspunkte nähert. Aus der Kurve können wir den Schluss ziehen, dass die Öffnungs- und Schliessbewegung nicht durch einundderselben Mechanismus gesteuert werden. Die erstere wird vorwiegend durch Hydrolyse der Stärke verursacht, während die letztere, wenigstens in der anfänglichen Phase, sich durch einen Mechanismus regulieren lässt, der mit der enzymatischen Tätigkeit nichts zu tun hat.

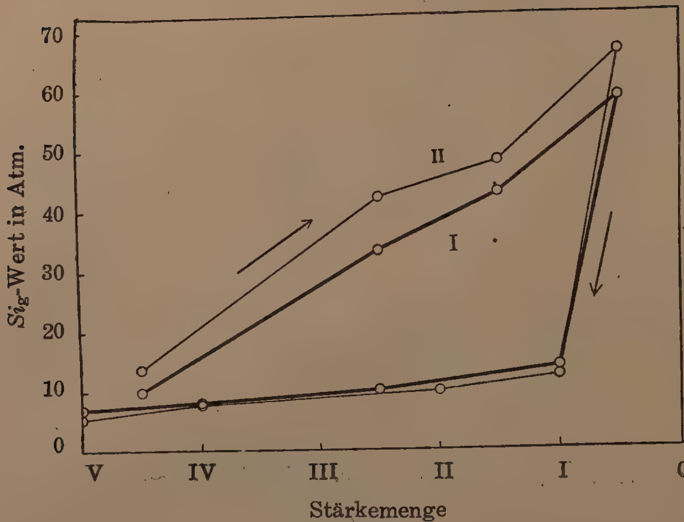


Fig. 11. Zusammenhang zwischen der Stärkemenge und dem grenzplasmolytischen Werte bei der Öffnungs- und Schliessbewegung. Nach den Versuchen von Tabelle 34. I : Blatt I, II : Blatt II.

Als einen nicht enzymatischen Mechanismus der Schliessbewegung kann man sich Zweierlei vorstellen. Die durch Hydrolyse der Stärke entstandene, osmotisch wirksame Substanz kann durch die schnell vor sich gehende Permeabilitätserhöhung der Schliesszellen nach aussen gelassen werden, oder sie kann irgendwie in eine osmotisch unwirksame Form umgewandelt werden. Die erstere Möglichkeit, die von einigen (KISSLEW '25 SCARTH '32) behauptet wurde, ist schon darum unwahrscheinlich, weil die Stärke später allmählich angereichert wird. Vielmehr liegt die Annahme nahe, dass das Substrat für Stärkesynthese in den Schliesszellen der sich schliessenden Stomata vorbehalten ist und nachher zur Stärke synthesiert wird, insofern man nicht annehmen will, dass die entlassene Substanz von den umgebenden Geweben, d.h. Neben-, Epidermis- oder Mesophyllzellen wieder an die Schliesszellen geliefert wird.

Dass Letztere unhaltbar ist, geht aus folgender Beobachtung hervor: Die beträchtliche Stärkeanreicherung unter schwacher Herabsetzung von Si_g lässt sich auch beim Einlegen der Epidermisstücke mit weit geöffneten Stomata in destilliertes Wasser im Dunkeln—unter Ausschaltung der Assimilation—beobachten. In Tabelle 35 sind zwei solcher Experimente mit *Commelina communis* angegeben. Vor dem Versuche betrug Si_g je 76.5 und 59.5 Atm. 15 Minuten nach Einlegen im Wasser war eine starke Verengung der Spalte, eine Kernveränderung und ein bedeutendes Abfallen von Si_g zu bemerken. Dessen ungeachtet vermehrt sich die Stärke

TABELLE 35. Veränderungen in den Schliesszellen weit geöffneter Stomata beim Wässern. Epidermisstreifen, *Commelina Communis.*

	Versuchsdauer					
Blatt I	0′	15′	30′	1h	2h	6h
Spaltweite in μ	23.4	7.5	3.4	2.5	2.4	0.2
Si_g in Atm.	76.5	32.9	14.2	12.2	8.3	6.1
Stärkemenge	O	O	I–II	II–III	III	V
Kernzustand	I	II	II–III	III	III	III
Blatt II						
Spaltweite in μ	19.5	8.5	5.6	3.5	0	0
Si_g in Atm.	59.5	15.0	14.2	12.6	12.5	6.1
Stärkemenge	I–II	II	II–III	III	IV	V
Kernzustand	I	II	III	III	III	III

nicht, oder doch nur in geringem Masse. Nach einigen weiteren Stunden fällt Si_g almählich ab, während indessen die Stärke sehr stark angereichert wird.

Die nachherige Stärkeanreicherung wurde auch bei solchen Schliesszellen beobachtet, deren Epidermis- und Nebenzellen beim Anfertigen des Schnittes zerstört und der Inhalt derselben vollständig ausgelaugt wurde. Auch bei der plötzlichen Katatonose in $CaCl_2$ oder Rohrzucker lässt sich anfangs keine beträchtliche Stärkeanreicherung bemerken, wie aus Tabelle 36 hervorgeht. Die Spaltweite betrug am Versuchsbeginn 25.6 μ, Si_g 56.5 Atm., die Stärkemenge O–I. In 0.2 und 0.15 Mol $CaCl_2$-Lösungen zeigten die Schliesszellen Plasmolyse. Nach 15 Minuten fiel also Si_g von 56.5 bis unter 8.7 Atm. Die Stärkemenge erfuhr eine un-

TABELLE 36. Zunahme der Stärkemenge der Schliesszellen geöffneter Stomata in der $CaCl_2$-Lösung. Spaltweite vor dem Versuche $=25.6\mu$, $Si_g=56.5$ Atm., Stärkemenge=O–I.

Konz. d. Lösung		Behandlung: 15′ in der Lösung	4h in der Lösung	15′ in der Lösung dann 4h in Wasser
0.2 Mol $CaCl_2$	Plasmolysezustand	+	+	—
,,	Stärkemenge	I	III–IV	V
0.15 Mol $CaCl_2$	Plasmolysezustand	+	+	—
,,	Stärkemenge	I	IV	V

beträchtliche Zunahme. Nach 4 Stunden blieb der Plasmolysegrad fast unverändert, während die Stärkemenge in 0.2 $CaCl_2$ bis III–IV und in 0.15 bis IV zunahm. Bringt man 15 Minuten nach Versuchsbeginn die plasmolysierten Schnitte in destilliertes Wasser, so kann man eine maximale Anreicherung der Stärke erhalten. Die Plasmolyse ist hier freilich zurückgegangen. Man kann also sehen, dass die Stärke im plasmolysierten, von anderen Zellen vollkommen isolierten Zustand sich

vermehren kann. Die Zunahme tritt aber umso langsamer ein, je konzentrierter das Plasmolytikum ist; eine Erscheinung, die schon von ILJIN ('15, '22a, '22b und '33) beobachtet wurde. Aus den Versuchen geht eindeutig hervor, dass die osmotisch wirksame Substanz oder Substanzen durch plötzliche Verdunkelung in inaktive Form übergeführt werden, bevor sie zur Stärke synthesiert werden.

TABELLE 37. Si_g, Spaltweite- und Stärkemengenveränderung am Anfang der Öffnungsbewegung bei 36 Stunden lang verdunkelten Pflanzen. Druckunterschied der Lösungen, 1): ca. 3.7 Atm., 2): ca. 7.5 Atm., die übrigen: 0.8 Atm.

Blatt I				
Dauer der Belichtung	0′	10′	20′	40′
Spaltweite in μ	0	0	0.7	1.8
Si_g in Atm.	5.6	6.9	10.8	11.3
Stärkemenge	IV–V	IV–V	IV–V	IV–V
Blatt II				
Dauer der Belichtung	0′	12′	35′	2h30′
Spaltweite in μ	0	3.0	9.0	17.5
Si_g in Atm.	8.1	12.4	15.1[1)]	32.3[2)]
Stärkemenge	IV–V	IV–V	IV	III
Blatt III				
Dauer der Belichtung	0′	12′	40′	6h
Spaltweite in μ	0	1.4	10.1	21.0
Si_g in Atm.	7.5	8.9	13.2	41.1[2)]
Stärkemenge	V	V	IV	I

Als nächstes wurde die Öffnungsbewegung näher verfolgt. Um das nächtliche Öffnen zu hemmen, wurden die Pflanzen vorher 36 Stunden in einer ziemlich trockenen Kammer verdunkelt stehen gelassen. Unter günstigsten Bedingungen in Bezug auf Beleuchtung und Feuchtigkeit wurde die Bewegung, besonders ihre anfängliche Phase, untersucht. Wie aus Tabelle 37 ersichtlich ist, kann man auch am Anfang der Öffnungsbewegung ein schwache, aber mit grosser Geschwindigkeit vor sich gehende Steigerung von Si_g konstatieren, die von keiner Verminderung der Stärkemenge begleitet ist. Bis zum Erreichen von etwa 12 Atm. verändert sich die Stärkemenge nicht.

Da die Veränderung von Si_g nicht beträchtlich und die Bestimmung der Stärkemenge von ziemlich qualitativer Natur ist, lässt sich nicht mit Sicherheit behaupten, dass die erste Phase der Öffnungsbewegung von dem Stärkeumsatz unabhängig ist; zumal, da die Stärkesubstanz durch die Assimilation angereichert werden kann. Ungeachtet der genannten Bedenken scheint es mir jedoch wahrscheinlich, dass die Unabhängigkeit zwischen Si_g und der Stärkemenge in der ersten Phase der Öffnungsbewegung nicht bloss scheinbar ist. Wie weiter unten erörtert werden wird, kann man experimentell die osmotische Wirksamkeit zum Steigern

bringen, ohne die Stärke zu vermindern. Dafür, dass die erste Phase der Öffnungsbewegung in physiologischer Hinsicht von der späteren verschieden ist, sprechen die Angaben einiger Forscher. Bis zum Erreichen der kleinen Spaltweite ist die Geschwindigkeit der Öffnungsbewegung von der zugeführten Lichtmenge unabhängig (STÅLFELT '27, SIERP '33 und HARMS '36), während die grössere Öffnungsweite mit zunehmender Lichtmenge früher erreicht wird. Die Spannungsphase im Sinne von STÅLFELT wird von dem inneren Zustande der Schliesszellen bestimmt.

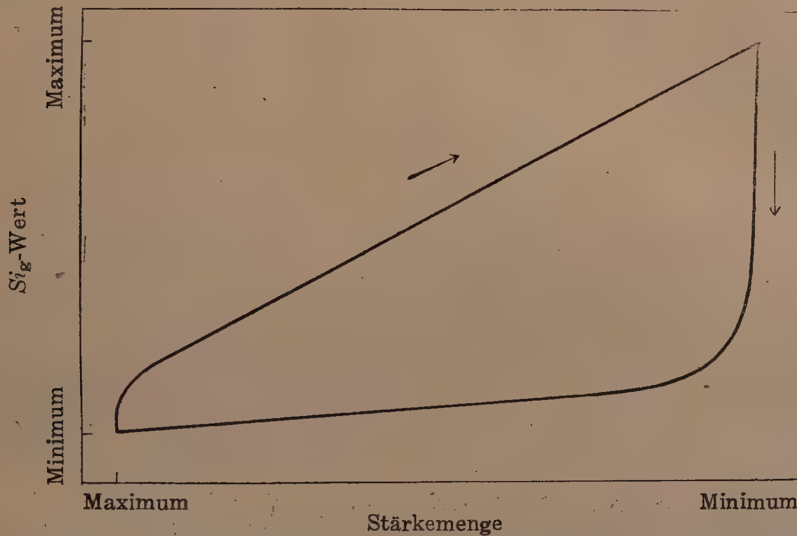


Fig. 12. Schematische Darstellung des Bewegungszyklus der Schliesszellen in Bezug auf den grenzplasmolytischen Wert und die Stärkemenge.

Konstruieren wir den Bewegungszyklus in Bezug auf die Stärkemenge und Si_g, so erhalten wir das in Figur 12 dargelegte Schema. Der Bewegungszyklus ist aus den folgenden vier Phasen zusammengesetzt.

A. Öffnungsbewegung.
   1. Phase: Si_g-Anstieg bis zu etwa 12 Atm. ohne wahrnehmbare Stärkeverminderung.
   2. Phase: Si_g-Anstieg bis über 70 Atm. unter beträchtlicher Stärkeverminderung.

B. Schliessbewegung.
   3. Phase: Si_g-Abstieg bis unter 15 Atm. ohne beträchtliche Stärkeanreicherung.
   4. Phase: Si_g-Abstieg bis zum tiefsten Wert, etwa 6 Atm. unter beträchtlicher Stärkeanreicherung.

Die erste und dritte Phase gehen, im Gegensatz zu der zweiten und vierten mit grosser Geschwindigkeit vor sich.

D. Beteiligung des Kolloid- und Enzymsystems an der Spaltöffnungsbewegung

Dass bei der Turgorschwankung der Schliesszellen die Quellung bzw. die Entquellung des Zellsaftskolloides, nebst enzymatischer Spaltung bzw. Synthese der Stärke, eine wichtige Rolle spielen, wurde zuerst von SCARTH ('29) bewiesen. Er legte die geschlossenen Spaltöffnungen in Lösungen, die durch Zusatz von verdünntem Ammoniak und Essigsäure verschiedene Wasserstoffionenkonzentrationen ergaben. Die Stomata öffneten sich in sauren und alkalischen Lösungen, während sie zwischen pH 5.0 und 7.5 fast geschlossen blieben. Die Annahme liegt nahe, die plötzliche, knapp nach Verdunkelung abspielende, von Entmischung des Zellsaftes begleitete Katatonose der Schliesszellen ohne Stärke-Anreicherung durch die Entquellung des Kolloidsystems im Zellsafte zu erklären.

Um diesem Punkte näherzutreten, habe ich den Plasmolyseversuch mit Plasmolytika, die verschiedene Wasserstoffionenkonzentrationen enthalten, ausgeführt. Zur Herstellung der sauren Lösungen wurden 10 cc von 0.2 Mol Ammoniak mit 0.2 Mol Essigsäure in verschiedenen Graden partiell neutralisiert und mit destilliertem Wasser zu 20 cc aufgefüllt. Bei den alkalischen Lösungen wurde Ammoniak mit Essigsäure ebenso partiell neutralisiert. 2 cc von dieser Pufferlösung wurden zu 5 cc von 1 Mol Rohrzucker zugesetzt und mit Wasser bis 10 cc verdünnt.(1) Das

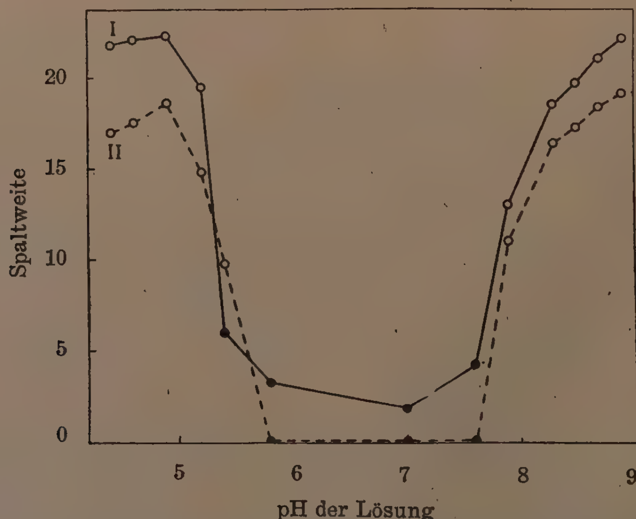


Fig. 13. Spaltweite in 0.5 Mol Rohrzuckerlösungen mit verschiedenen pH. I: *Zebrina pendula* nach 15-43 Minuten, aufängliche Spaltweite 21.2 μ. II: *Commelina communis* nach 27-44 Minuten, anfängliche Spaltweite 15.8 μ. Schwarzer Kreis: Restöffnung.

(1) pH wurde mit Hilfe von Phosphat-Gemisch nach SØRENSEN, und Phosphat-Citronensäure-Gemisch nach MCIRVAINE kolorimetrisch bestimmt.

Plasmolytikum enthält bei neutraler Reaktion 0.5 Mol Rohrzucker und 0.04 Mol Ammoniumazetat. Die Konzentration des letzteren wurde so niedrig gewählt, dass die NH_4-Ionen auf die Schliesszellen keine "Salzwirkung" ausübten. Die Epidermisstücke aus einunddemselben Blatt mit weit geöffneten Spaltöffnungen zeigen darin ein eigentümliches Verhalten (Fig. 13, Kurve I). Zwischen 5.8 und 7.6 zeigen nach 15 Minuten alle Zellen Plasmolyse. Ausserhalb dieses pH-Bereiches öffnen sie sich immer weiter, je mehr sie sich im höheren und niederen pH befinden. Von 7.9 auf zeigen sie schwache Gelbfärbung, die bei pH 8.5 sehr verstärkt wird.

Das Kolloidsystem in den Schliesszellen erfährt beim neutralen pH-Bereich starke Dehydratation, während es in hydriertem Zustand bei saurer und alkalischer Reaktion seine hohe osmotische Leistungsfähigkeit behält. Gegen diese Aufklärung liesse sich entgegenen, dass hier die angewandten Lösungen bei den neutralen Punkten die höchsten Mengen gelöster Stoffe enthalten, was die Plasmolyse bei diesem Bereich hervorruft. Die neutrale Lösung enthält 0.5 Mol Rohrzucker und 0.04 Mol Ammoniumazetat, während bei pH 4.4 ausser 0.5 Mol Rohrzucker nur 0.02 Mol Ammoniumazetat und 0.02 Mol Essigsäure vorhanden sind. Da die Dissoziation der letzteren so klein ist, ist die neutrale Lösung osmotisch mehr aktiv als die saure. Dazu trägt noch der Umstand bei, dass die Schliesszellen für Essigsäure leicht permeabel sind. Um diesem Einwand zu begegnen, wurde die Zuckerlösung ohne Zusatz von Pufferlösung zum Vergleich gezogen. Hier tritt auch Plasmolyse ein. Auch in 0.4 Mol Rohrzucker wurden die Zellen plasmolysiert.

Man könnte auch einwenden, dass die Permeabilität der Schliesszellen für Zucker bei nicht neutraler Reaktion sehr hoch sei und dadurch das beobachtete Verhalten hervorgerufen werden könne (vgl. LLJIN '28 und KACZMAREK '29). Diesen Einwand kann man leicht entkräften, wenn man die Schnitte in den Pufferlösungen ohne Zucker-Zusatz untersucht. Auch destilliertes Wasser wurde zum Vergleich gezogen. Die Spaltweite ist auch hier am engsten in reinem Wasser und Lösungen in der Nähe der neutralen Reaktion.

Die folgenden Versuche sind noch überzeugender. Bringt man die in neutraler Zuckerlösung plasmolysierten Schliesszellen in alkalische Zuckerlösungen, so tritt eine schwache Gelbfärbung des Zellsaftes auf und damit Hand in Hand geht die Ausdehnung der kontrahierten Protoplasten, bis sie nach einigen Minuten ganz deplasmolysiert wird. Durch Zusatz schwach saurer Zuckerlösung kann man erneut Plasmolyse derselben unter Verschwinden der Gelbfärbung erzielen. Dies kann oftmals widerholt werden. Diese Beobachtung kann man nur durch die Annahme erklären, dass der Zellinhalt durch alkalische Reaktion eine starke Hydratation erfährt. Die Stärkemenge bleibt in den ersten 15 Minuten

in allen Lösungen unverändert und wird nach längerem Verbleiben in neutralen Lösungen stark angereichert.

Mit *Commelina communis* kann man ein ähnliches Verhalten beobachten, wie aus Fig. 13, Kurve II ersichtlich ist. O_g liegt hier zwischen pH 5.8 und 7.8 unter 0.5 Mol Rohrzucker, während es sowohl bei saurer wie auch bei alkalischer Reaktion darüber steht. Die Kurven stimmen im Grossen und Ganzen mit der von SCARTH ('29), die beim Einlegen geschlossenor Stomata in verdünnter Essigsäure und Ammoniak gewonnen wurde, überein.

Hier muss ausdrücklich betont werden, dass ich mit den angeführten Versuchen nicht einen Beweis für die Beteiligung einer so enormen pH-Schwankung an dem natürlichen Bewegungsspiele zu erbringen versucht habe. Bei meiner Versuchsanordnung ist nichts über das intrazelluläre pH der Schliesszellen bekannt, welche nicht nur die Komponenten der Aussenlösung selektiv aufnehmen, sondern auch ein entschieden abweichenderes Puffersystem als das der Lösung besitzen. In Anbetracht der Übereinstimmung der Quellungskurve des Biokolloids in Bezug auf pH mit der angegebenen Kurve der Schliesszellen kann man aber darauf schliessen, dass bei der plötzlichen Schliessbewegung im Wasser und wohl auch beim natürlichen Bewegungspiel der Hydratationszustand des Zellsafts-Kolloids der Schliesszellen nebst enzymatischer Tätigkeit eine wichtige Rolle spielt, wie schon von einigen Autoren, besonders von SCARTH ('29) und BÜNNING ('39) behauptet wurde.

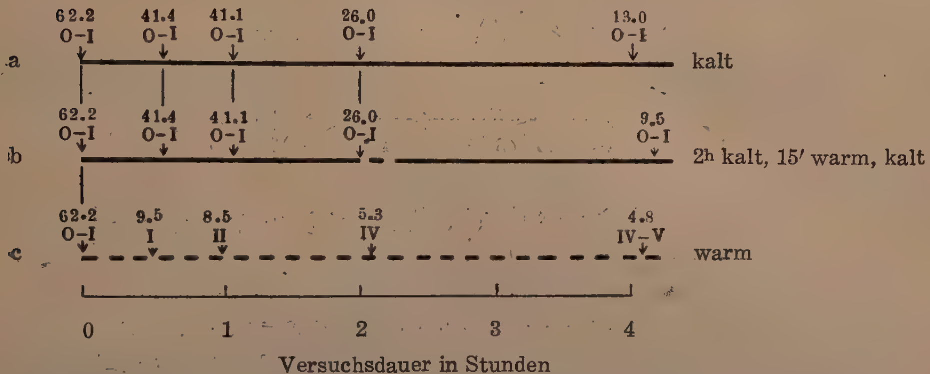
E. Das Verhalten der zwei Teilvorgänge der Schliessbewegung gegen die Temperatur

Aus den weiter oben dargelegten Versuchen haben wir erfahren, dass sich die Schliessbewegung aus zwei zeitlich getrennten Phasen zusammensetzt. Die eine ist von schnellem Absteigen von Si_g und intrazellulären mikroskopischen Veränderungen begleitet, während die darauffolgende ein schwaches Absteigen von Si_g und eine beträchtliche Anreicherung der Stärke mit sich führt. Wir haben verschiedene Gründe, die erstere als die kolloidchemische und die letztere als die enzymatische Phase aufzufassen. Si_g wird bei der ersteren vorwiegend durch die Zustandsänderung der Kolloide in den Schliesszellen und bei der letzteren durch Stärkesynthese herabgesetzt. Nun wurde untersucht, wie sich die beiden Vorgänge der Temperatur gegenüber verhalten, indem ich Si_g und die Stärkemenge der Schliesszellen weit geöffneter Stomata im warmen und eiskalten Wasser im Laufe der Zeit bestimmte.

Das mit einem Korkstopfen verschlossene Reagensglas mit destilliertem Wasser wurde durch einen durchbohrten Kork in eine mit Eiswasser oder mit Wasser von Zimmertemperatur gefüllten DEWARflasche

gestellt und die Temperatur zu Anfang und zum Schluss der Versuche gemessen. Sie schwankt bei höherer Temperatur zwischen 29° bis 32°C und bei niederer zwischen 0° bis 3°C. Die abgehobenen Epidermisstücke mit weit geöffneten Stomata wurden verschieden lang und in verschiedener Weise mit warmen und kaltem Wasser behandelt. Die Versuche seien hier anhand einiger Auszüge aus den Protokollen erörtert.

Protokoll Nr. 556



Vor dem Versuch: Spaltweite = 23.6 μ, Si_g = 62,2 Atm., Stärkemenge = O–I

a) Die Schnitte blieben dauernd im eiskalten Wasser.

nach 35′: Spalte etwas verengt, Si_g = 41.4 Atm., Stärkemenge = O–I.

nach 1h 05′: Spalte wie oben, Si_g = 41.1 Atm., Stärkemenge = O–I.

nach 2h: Spalte stark verengt, Si_g = 26.0 Atm., Stärkemenge = O–I.

nach 4h: Spalte fast geschlossen, Si_g = 13.0 Atm.. Stärkemenge = O–I.

Si_g sinkt in den ersten 35 Minuten von 62.2 bis auf 41.4 Atm., dann langsamer, um nach 4 Stunden bis zu 13.0 zu gelangen. Die Stärke erfährt dabei keine Anreicherung.

b) Nach 2-stündigem Verweilen in kaltem Wasser wurden die Schnitte 15 Minuten lang mit warmem Wasser behandelt und wieder in kaltes Wasser gebracht.

nach 4h 10′; also 2h lang kalt, 15′ lang warm und dann 1h 55′ lang kalt behandelt: Spalte geschlossen, Si_g = 9.5 Atm., Stärkemenge = O–I.

Die Einschaltung der 15 Minuten langen Behandlung mit warmem Wasser ruft, im Vergleich mit a) eine stärkere Herabsetzung von Si_g hervor. Die Stärkemenge vermehrt sich die ganze Versuchsdauer hindurch nicht.

c) Die Schnitte waren dauernd in warmem Wasser.

nach 30′: Spalte geschlossen, Si_g = 9.5 Atm., Stärkemenge = I.

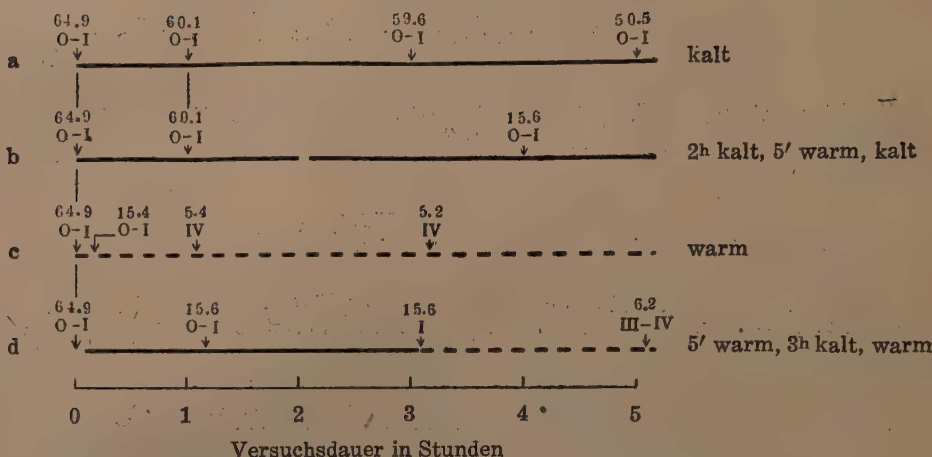
nach 1h: Spalte wie oben, Si_g = 8.5 Atm., Stärkemenge = II.

nach 2h 05′: Si_g = 5.3 Atm., Stärkemenge = IV.

nach 4h 05′: Si_g = 4.8 Atm., Stärkemenge = IV–V.

In den ersten 30 Minuten steigt Si_g von 62.2 bis zu 9.5 Atm. und sinkt in den folgenden 3h 35′ von 9.5 bis auf 4.5 Atm., während die Stärkemenge in der ersten Zeitspanne von O zu I und in der letzteren von I zu IV–V zunimmt.

Protokoll Nr. 609



Bei Versuchsbeginn: Spaltweite = 24.6 μ, Si_g = 64.9 Atm., Stärkemenge = O–I.

a) Die Schnitte blieben dauernd in eiskaltem Wasser.
nach 1h: Spalte weit geöffnet, Si_g = 60.1 Atm., Stärkemenge = O–I.
nach 3h: Spalte wie oben, Si_g = 59.6 Atm., Stärkemenge = O–I.
nach 5h: Spalte wie oben, Si_g = 50.5 Atm., Stärkemenge = O–I.

Hier lässt sich ein sehr langsames Absteigen von Si_g beobachten; die Abnahme desselben in den ersten 3 Stunden liegt innerhalb der Fehlergrenze. Nach 5 Stunden deutliches Absteigen von Si_g. Es ist keine Vermehrung der Stärke zu beobachten.

b) Nach 2-stündigem Verweilen in kaltem Wasser wurden die Schnitte 5 Minuten lang mit warmem Wasser behandelt und dann wieder in kaltes Wasser gelegt.

nach 4h, also 2h kalt, 5′ warm und dann 1h 55′ kalt behandelt; Spalte stark verengt, Si_g = 15.6 Atm., Stärkemenge = O–I.

Durch 5 Minuten lange Behandlung mit warmem Wasser ist Si_g stark herabgesetzt, während die Stärkemenge unverändert bleibt.

c) Dauernd im warmen Wasser.
nach 10′: Spalte stark verengt, Si_g = 15.4 Atm., Stärkemenge = O–I.
nach 1h 05′: Spalte geschlossen, Si_g = 5.4 Atm., Stärkemenge = IV.
nach 3h 10′: Spalte wie oben, Si_g = 5.2 Atm., Stärkemenge = IV.

In den ersten 10 Minuten ist ein schnell erfolgendes Absteigen von Si_g, jedoch keine Veränderung der Stärkemenge zu beobachten. Nach einer Stunde wird die Stärke unter schwacher Abnahme von Si_g stark angereichert.

d) Nach 5 Minuten langer Behandlung mit warmem Wasser wurden die Schnitte in eiskaltes Wasser gebracht, während 3h darin gelassen, und dann in warmes Wasser gelegt.

nach 1h 10′, also 5′ lang warm, dann 1h 05′ lang kalt behandelt: Spalte stark verengt, Si_g = 15.6 Atm., Stärkemenge = O–I.

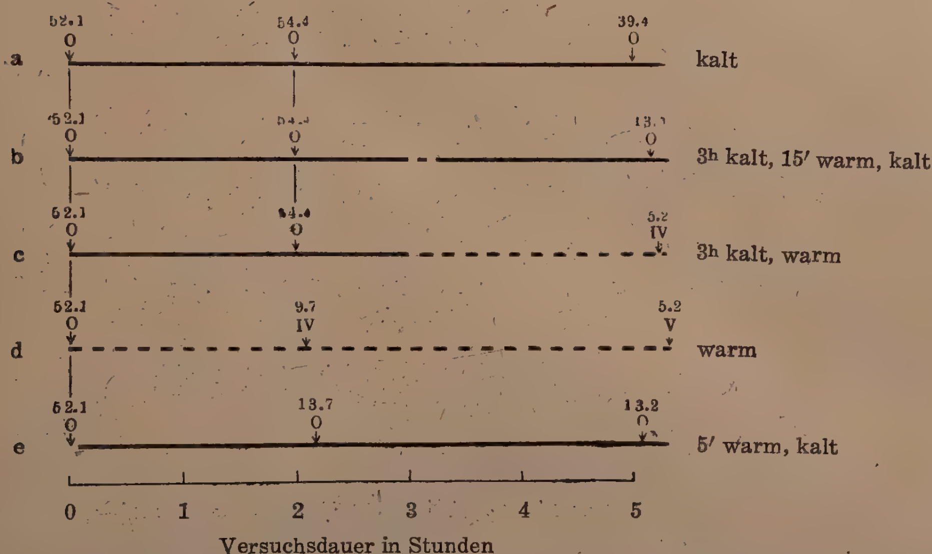
nach 3h 05′, also 5′ lang warm 3h lang kalt behandelt: Spalte geschlossen, Si_g = 15.6 Atm., Stärkemenge = O–I.

nach 5h 05′, also 5′ warm, 3h kalt und dann 2h warm behandelt: Spalte geschlossen, Si_g = 6.2 Atm., Stärkemenge = III–IV.

Die 5′ lange Behandlung mit warmem Wasser bei Versuchsbeginn erniedrigt Si_g von 64.9 Atm., bis zu 15.6 Atm., ohne dass indessen die Stärkemenge verändert

wird. Im kalten Wasser bleibt sowohl Si_g wie auch die Stärkemenge unverändert. Im warmen Wasser fällt das erstere unter beträchtlicher Zunahme der letzteren langsam ab.

Protokoll Nr. 610



Vor dem Versuch: Spaltweite 23.7 μ, Si_g = 52.1 Atm.. Stärkemenge = O.

a) Dauernd im kalten Wasser.

nach 2^h: Spalte weit geöffnet, Si_g = 54.4 Atm., Stärkemenge = O.

nach 5^h: Spalte weit geöffnet, Si_g = 39.4 Atm., Stärkemenge = O.

Der kleine Anstieg von Si_g in den ersten 3 Stunden liegt innerhalb der Fehlergrenze. Erst nach 5 Stunden ist eine Erniedrigung desselben zu konstatieren. Die Stärke vermehrt sich dabei nicht.

b) Nach 3-stündigem Verweilen in kaltem Wasser wurden die Schnitte 15 Minuten lang mit warmem Wasser behandelt und darauf wieder in kaltes Wasser zurückgebracht.

nach 5^h 10′, also 3^h kalt, 15′ warm, dann 1^h 55′ kalt behandelt: Spalte stark verengt, Si_g = 13.7 Atm., Stärkemenge = O.

c) Nach 3-stündiger Behandlung mit kaltem Wasser in warmes Wasser überführt.

nach 5^h 15′, also 3^h kalt, dann 2^h 15′ warm behandelt: Spalte geschlossen, Si_g = 5.2 Atm., Stärkemenge = IV.

d) Dauernd im warmen Wasser.

nach 2^h 05′: Spalte geschlossen, Si_g = 9.7 Atm., Stärkemenge = IV.

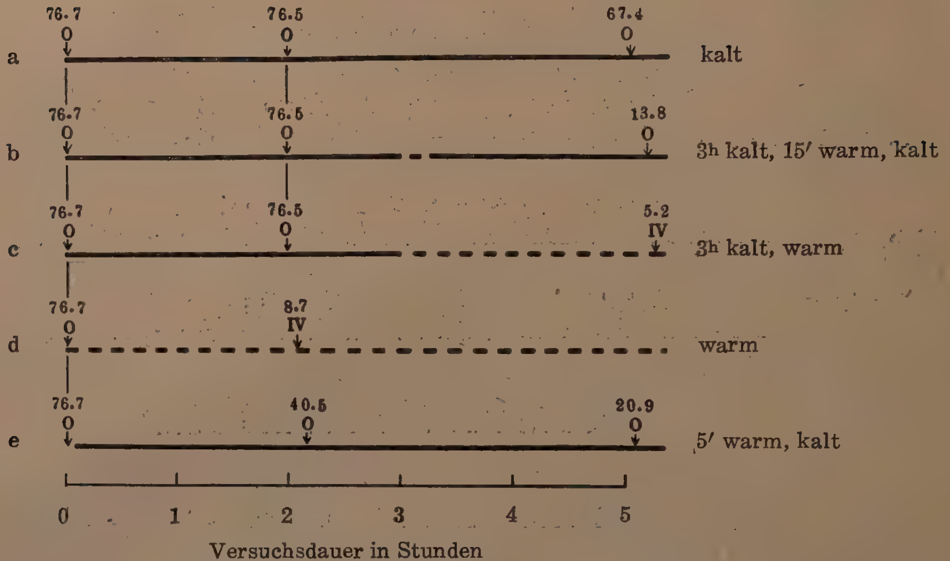
nach 5^h 20′: Spalte wie oben, Si_g = 5.2 Atm., Stärkemenge = V.

e) Am Anfang des Versuches 5 Minuten lang mit warmem Wasser behandelt und dann in kaltes Wasser gelegt.

nach 2^h 10′, also 5′ warm, dann 2^h 05′ kalt behandelt: Spalte fast geschlossen, Si_g = 13.7 Atm., Stärkemenge = O.

nach 5^h 05′, also 5′ warm, dann 5^h kalt: Spalte geschlossen, Si_g = 13.2 Atm., Stärkemenge = O.

Protokoll Nr. 611



Vor dem Versuch: Spaltweite = 30.2 μ, Si_g = 76.7 Atm., Stärkemenge = O.

a) Dauernd im kalten Wasser.

nach 2h: Spalte weit geöffnet, Si_g = 76.5 Atm., Stärkemenge = O.

nach 5h: Spalte wie oben, Si_g = 67.4 Atm., Stärkemenge = O.

b) Nach 3-stündigem Verweilen in kaltem Wasser wurden die Schnitte 15 Minuten lang mit warmem Wasser behandelt und dann wieder in kaltes Wasser gebracht.

nach 5h 10′, also 3h kalt, 15′ warm, dann 1h 55′ kalt behandelt: Spalte stark verengt, Si_g = 13.8 Atm., Stärkemenge = O.

c) Nach 3-stündigem Verweilen in kaltem Wasser ins warme überführt.

nach 5h 15′, also 3h kalt, 2h 15′ warm behandelt: Spalte geschlossen, Si_g = 5.2 Atm., Stärkemenge = IV.

d) Dauernd im warmen Wasser.

nach 2h 05′: Spalte geschlossen, Si_g = 8.7 Atm., Stärkemenge = IV.

e) Nach Behandlung mit warmem Wasser für 5 Minuten in eiskaltem Wasser.

nach 2h 10′, also 5′ warm, dann 2h 05′ kalt: Spalte etwas verengt, Si_g = 40.5 Atm., Stärkemenge = O.

nach 5h 05′, also 5′ warm, dann 5h kalt: Spalte noch stärker verengt, Si_g = 20.9 Atm., Stärkemenge = O.

Eine 5 minutenlange Behandlung mit warmem Wasser reicht hier nicht aus, die kolloidchemische Herabsetzung von Si_g in starkem Masse herbeizuführen. Sie tritt aber viel stärker als bei a) auf.

Aus den dargelegten Versuchen und den schematischen Figuren ist Folgendes zu entnehmen. Im warmen Wasser sinkt in den ersten 15 Minuten das Si_g der Schliesszellen im geöffneten Zustand von etwa 60–70 bis auf etwa 15 Atm., wobei keine Zunahme der Stärkemenge wahrzunehmen ist. In den weiteren Stunden sinkt das erstere allmählich bis zum

minimalen Wert, d.h. etwa 5 Atm. ab, während die letztere bis zur maximalen Menge zunimmt. In der ersten Viertelstunde tritt hauptsächlich der kolloidchemische Vorgang ein, dem der enzymatische folgt.

In eiskaltem Wasser lässt sich eine langsam eintretende Abnahme von Si_g ohne gleichzeitige Anreicherung der Stärke beobachten. Kurzfristiges Wässern mit warmem Wasser führt eine starke Herabsetzung von Si_g bis zu etwa 15 Atm. herbei, gleichgültig ob am Anfang des Versuchs oder zwischen der Kältebehandlung. Die enzymatische Phase tritt hier nicht ein, indem die Stärkemenge unverändert bleibt. Es genügt schon oft eine 5 minutenlange Behandlung mit warmem Wasser, die kolloidchemische Herabsetzung von Si_g in starkem Masse hervorzubringen. Solange die Schliesszellen in kaltem Wasser bleiben, stellt sich die synthetische Tätigkeit des Enzyms vollständig ein. Um die enzymatische Phase in voller Stärke herbeizuführen, bedarf es eines längeren Verbleibens bei höherer Temperatur. Hier tritt ein schwaches, langsames Sinken von Si_g ein und, damit Hand in Hand, eine beträchtliche Zunahme der Stärke auf. Aus diesen Versuchen kann man sehen, dass die kolloidchemische Phase der Schliessbewegung, wenn auch nur langsam, bei tiefer Temperatur vor sich gehen kann, während die enzymatische nur bei höherer Temperatur und zwar recht langsam eintritt.

F. Die Bedeutung von Kalium bei der Si_g-Schwankung der Schliesszellen

Nachdem wir gesehen haben, dass das Kalium ebenso in der natürlichen als wie in der experimentellen Spaltöffnungsbewegung eine wichtige Rolle spielt, ist nun zu untersuchen, welche Wirkung es auf die beiden Vorgänge, d.h. den kolloidchemischen und den enzymatischen, ausübt. Die Bedeutung von Kalium in der Spaltöffnungsbewegung kann vielfach ausgelegt werden. WEBER ('23) hat den Mechanismus der Turgorsteigerung der Schliesszellen auf Grund der Arbeit von BIEDERMANN ('21) dahin gedeutet, dass die amylolytische Tätigkeit diastatischer Fermente durch Neutralsalze gesteigert wird.

Bringt man die geschlossenen Stomata in KCl-Lösungen, so tritt zuerst Plasmolyse ein, die nach und nach zurückgeht. In den ersten Stunden geht die Zunahme von Si_g mit steigender Konzentration der Lösung ungefähr parallel, bis sie bei stärkerer wieder abgeschwächt wird. Damit Hand in Hand findet eine Verminderung der Stärkemenge statt. Nach längerer Versuchsdauer wird die wirksamste Konzentration nach der schwächeren Seite hin verschoben, was wohl auf die schädigende Wirkung der Lösung zurückzuführen ist. Daraus bekommt man den Eindruck, als ob die Auflösung der Stärke und die Wirkung von Kalium in unmittelbarem Zusammenhang stehen, wie WEBER es annimmt. Aus

den folgenden Versuchen aber stellt sich heraus, dass hier die Sache nicht so einfach gestaltet ist.

Wässert man die Schnitte mit weit geöffneten Stomata etwa 10 minutenlang, so bekommt man Schliesszellen, in denen sich die kolloidchemische Phase der Schliessbewegung eben vollgezogen hat. Sie zeigt einen niedrigen Si_g-Wert und enthält kleine Mengen Stärke. Um das Eintreten der enzymatischen Phase zu hemmen, habe ich oft die gewässerten Schnitte in eiskaltem Wasser aufbewahrt. Sie wurden in warme KCl-Lösungen von verschiedener Konzentration gebracht. Von 0.2 Mol aufwärts tritt Plasmolyse ein. Schon nach etwa 10 Minuten geht die Plasmolyse zurück, eine starke Öffnungsbewegung stellt sich ein, was die wirkliche Steigerung von Si_g verrät. Nun wurden Si_g und die Stärkemenge bestimmt. Hier seien einige Auszüge aus den Protokollen angegeben.

Protokoll Nr. 612

Die Schnitte mit weit geöffneten Stomata wurden während 15 Minuten gewässert und dann ins kalte Wasser gebracht, um weitere Veränderungen zu hemmen. 1^h 45′ nach Verweilen im kalten Wasser wurden sie in KCl-Lösungen verschiedener Konzentration gelegt. Nach der angegebenen Wirkungsdauer von KCl wurden die Stärkemenge und Si_g bestimmt.

Wirkungsdauer	Konzentration von KCl	Si_g	Stärkemenge
0	—	10.4	I–II
3^h 27′........	0.4	37.5	I–II
3^h 40′........	0.3	38.9	I–II
3^h 55′........	0.2	24.7	II–III
4^h 05′........	0.1	10.1	IV

Dabei wurde folgende Öffnungsbewegung beobachtet (Spaltweite in μ):

	Konzentration von KCl		
Wirkungsdauer	0.4	0.3	0.2
Sofort nach Immersion	(2.8)	(4.2)	(3.7)
20′	3.8	14.6	16.4
60′	9.2	19.4	22.5

Protokoll Nr. 613

Nach 15 minutenlanger Wässerung wurden die Schnitte sofort in KCl-Lösungen verschiedener Konzentration gebracht.

Vor dem Versuch: Weit geöffnet, Stärkemenge I.

15′ gewässert: Spalte stark verengt, Si_g=12.5 Atm., Stärkemenge=I–II.

Wirkungsdauer	Konzentration von KCl	Si_g	Stärkemenge
0	—	12.5	I–II
3^h 00′........	0.4	30.5	I–II
3^h 15′........	0.3	40.9	II–III
3^h 25′........	0.2	15.8	II–III
3^h 35′........	0.1	9.9	IV
3^h 45′........	0	5.2	IV

Dabei wurde folgende Öffnungsbewegung beobachtet (Spaltweite in μ):

	Konzentration von KCl		
Wirkungsdauer	0.4	0.3	0.2
Sofort nach Immersion	(2.6)	(2.7)	7.3
20′	3.0	12.1	17.8
2^h	10.5	17.7	21.3

Protokoll Nr. 615

Nach 15 minutenlanger Wässerung blieben die Schnitte mit weit geöffneten Stomata während 15 Minuten in eiskaltem Wasser und wurden dann in KCl-Lösungen gebracht.

Vor dem Versuch: Weit geöffnet, Si_g=67.1 Atm., Stärkemenge=O.
15′ gewässert: Spalte stark verengt, Si_g=9.9 Atm., Stärkemenge=O–I.
15′ gewässert, 30′ in eiskaltem Wasser: Si_g=9.9 Atm., Stärkemenge=O–I.

Wirkungsdauer	Konzentration von KCl	Si_g	Stärkemenge
0	—	9.9	O–I
1^h 50′........	0.4	35.8	I–II
1^h 55′........	0.3	37.9	I–II
2^h 05′........	0.2	24.2	II
2^h 20′........	0.1	9.9	III
2^h 30′........	0	5.2	III–IV

Protokoll Nr. 617

Nach 30 minutenlanger Wässerung blieben die Schnitte eine Stunde lang in eiskaltem Wasser und wurden dann in KCl-Lösungen verschiedener Konzentration gebracht.

Vor dem Versuch: Spaltweite=24.5μ, Si_g=65.1 Atm., Stärkemenge=O–I.
30′ gewässert und 60′ in eiskaltem Wasser: Spalte stark verengt, Si_g=5.2, Stärkemenge=I–II.

Wirkungsdauer	Konzentration von KCl	Si_g	Stärkemenge
0	—	5.2	I–II
1^h 20′........	0.4	21.3	II
1^h 25′........	0.3	29.9	II
1^h 30′........	0.2	27.1	II–III
1^h 35′........	0.1	10.8	III
1^h 55′........	0	5.2	IV

Dabei zeigten die Stomata folgende Öffnungsbewegung (Spaltweite in μ):

Wirkungsdauer	Konzentration von KCl		
	0.4	0.3	0.2
5′........	(4.7)	(4.8)	(5.8)
30′........	(4.6)	8.5	13.0
1^h 10′........	6.4	13.6	16.4

Protokoll Nr. 619

Ein Blatt mit weit geöffneten Stomata wurde abgepflückt und verdunkelt. Nach 15 Minuten wurden die Schnitte zur Untersuchung gezogen.

Vor dem Versuch: Spaltweite=27.0μ, Si_g=58.5 Atm., Stärkemenge=O–I.
15′ Verdunkelt: Spalte stark verengt, Si_g=9.8 Atm., Stärkemenge=O–I.

Wirkungsdauer	Konzentration von KCl	Si_g	Stärkemenge
0	—	9.8	O–I
2^h 00′........	0.3	21.4	II
2^h 05′........	0.2	14.4	II–III
2^h 10′........	0.1	9.9	III
2^h 15′........	0	5.7	IV

Protokoll Nr. 616

Die Schnitte, die 10 minutenlang gewässert und während 2^h 25′ in eiskaltem Wasser geblieben waren, wurden in 0.3 Mol KCl-Lösung gebracht.

Vor dem Versuch: Spaltweite=21.4μ, Si_g=66.8 Atm., Stärkemenge=O–I.
10′ gewässert, 2^h 25′ in eiskaltem Wasser: Spalte stark verengt, Si_g=9.9 Atm., Stärkemenge=I.

Wirkungsdauer	Spaltweite in μ	Si_g	Stärkemenge
0	(2.7)	9.9	I
30′........	10.1	21.3	I
60′........	16.2	30.1	I–II
1^h 45′........	16.8	29.0	I–II

Protokoll Nr. 618

10′ gewässert, 30′ in eiskaltem Wasser und dann in 0.2 Mol KCl-Lösung.
Vor dem Versuch: Spaltweite=25.6μ, Si_g=57.9 Atm., Stärkemenge=O–I.
10′ gewässert, 30′ in eiskaltem Wasser: Spalte stark verengt, Si_g=9.9, Stärkemenge=I.

Wirkungsdauer	Si_g	Stärkemenge
0′	9.9	I
15′	14.0	I
30′	16.9	I–II
60′	18.0	I–II
2h 00′	18.4	II
5h 00′	22.1	III

Dabei öffneten sich die Spalte:

Wirkungsdauer	8′	22′	43′	1h 08′	2h 15′	4h 55
Spaltweite in μ	(3.9)	12.1	14.6	15.8	16.5	19.3

In niedrigerer Konzentration von KCl bleibt Si_g unverändert, während die Stärke sehr beträchtlich an Menge zunimmt. Mit zunehmender Konzentration wird die Si_g-Zunahme grösser während die der Stärke geringer ist. In 0.4 Mol erfährt die Stärke keine oder doch nur eine unbeträchtliche Anreicherung. Man kann also aus den Versuchen ersehen, dass Si_g mit zunehmender Konzentration von KCl bis 0.3 Mol immer stärker ansteigt, während die Stärke weniger zunimmt. Das Verhalten in 0.3 und 0.2 Mol ist beachtenswert, weil sich hier die osmotische Wirksamkeit der Schliesszellen unter beträchtlicher Anreicherung der Stärke vergrössert. Der beobachtete Anstieg von Si_g kann nicht derjenige sein, der durch das Eindringen von KCl oder durch die starke Plasmolysepermeabilität bei der Bestimmung von Si_g (WEBER '31, 32 b u. c) verursacht wird. Wie oben gezeigt wurde, sind die zuerst plasmolysierten Schliesszellen nicht nur bald deplasmolysiert, sondern weisen auch eine starke Öffnungsbewegung auf. Dass wir hier eine wirkliche Steigerung von Si_g vor uns haben, ist nicht zu bezweifeln. Ähnliche Verhältnisse wurden auch mit den Schliesszellen beobachtet, deren Si_g durch plötzliche Verdunkelung kolloidchemisch herabgesetzt wird (Protokoll Nr. 619).

Aus diesen Versuchen können wir ersehen, dass die Stärkeanreicherung nicht immer von einer Herabsetzung von Si_g begleitet zu werden braucht. Im Gegenwart von KCl können die Schliesszellen, deren Kolloide sich im entwässerten Zustand befinden, unter Vermehrung der Stärke ihre osmotische Wirksamkeit verstärken. In KCl-Lösung tritt früher oder später das Verschwinden der Aggregation der geschlossenen Schliesszellen auf. Wenn die Konzentration schwach, z.B. 0.1 Mol ist, so verschwindet sie nicht vollständig, indem eine Anzahl kleiner lichtbrechender Körperchen im Zellsaft erhalten bleibt. Hier scheint das Kalium durch den Einfluss auf das Kolloidsystem seine Wirkung auszuüben.

Es ist beachtenswert, dass die Öffnungsbewegung bei den genannten Versuchen energischer auftritt als bei stärkereichen Schliesszellen geschlossener Stomata (vgl. Tabelle 22). In den ersten 20 Minuten kann die Spaltweite schon über die Hälfte des grösstmöglichsten Wertes erreichen.

Der Unterschied kann auf die Verschiedenheit der benutzten Materiale zurückzuführen sein. Wie dieser Unterschied in der Reaktionsfähigkeit dem KCl gegeüber zustandekommt, ist schwer zu deuten. Die Schliesszellen, die durch Wässern eben das Kalium entlassen haben, könnten eine grössere Permeabilität für von aussen zugeführtes KCl besitzen. Auch darf man nicht übersehen, dass der Inhalt der Zellen bei beiden Materialien verschieden ist. Die gewässerten enthalten eine Substanz, die mit dem Verschwinden von Kalium aus den Zellen osmotisch unwirksam gemacht und nachher zu Stärke synthesiert wird. Die Substanz findet sich hier wohl in grob disperser Form vor und könnte durch das von aussen gegebene KCl stark hydratisiert werden. Obwohl wir über die Natur der Substanz nichts Näheres wissen, so besteht doch daran kein Zweifel, dass sie in dem Mechanismus der Turgorschwankung eine wichtige Rolle spielt.

V. Schlussbetrachtung

Die plasmolytische Bestimmung der osmotischen Zustandsgrösse der Pflanzenzellen ist mit vielfachen Übelständen behaftet, wie von vielen Autoren hervorgehoben und besonders eingehend von URSPRUNG ('38) besprochen wurde. Unter anderem kommen insbesondere in Betracht die Permeabilität der Zelle für Plasmolytika, die verschieden starke Schwierigkeit des Abhebens des Protoplasmas von der Zellwand (BUHMANN '35), die langsame Diffusion des Plasmolytikums (BECK '26) und zuletzt die Veränderung der osmotischen Wirksamkeit des Zellinhalts (STEINBERGER '22, ILJIN '23 und '25, BEYER '29).

Die gewöhnliche pflanzliche Zelle, bei der das Protoplasma als dünner Schlauch an der Zellwand angeschmiegt ist, in dem sich die grosse Saftvakuole mit geringer Kolloidsubstanz befindet, und bei welcher die Veränderung der osmotischen Wirksamkeit träg ist, steht in physikochemischer Hinsicht der idealen osmotischen Zelle nahe. Die Saugkraft des Zellinhalts, die sich durch plasmolytische Methoden bestimmen lässt, ergibt mit verschiedenen Plasmolytika fast dieselben Werte. Die kleinen Unterschiede müssen hauptsächlich auf die verschiedene Durchlässigkeit des Plasmas für die angewandten Plasmolytika zurückgeführt werden, da es für gelöste Substanz nicht streng impermeabel ist. Aber wenn bei dem Zustandekommen der osmotischen Wirksamkeit der Zellen die Kolloidsubstanz in dem Zellsaft eine hervorragende Rolle spielt oder die Bildung, bzw. das Erlöschen der osmotisch wirksamen Substanz durch chemische Umsetzung sehr schnell vor sich geht, wird die Saugkraft des Zellinhalts bei der Grenzplasmolyse durch die kleine Menge eingedrungener Substanz, besonders die der Salzionen, sehr stark beeinflusst. Der Si_g-Wert ist nach der Natur der angewandten Plasmolytika sehr verschieden. Die

Theorie der Lösung, für deren Entwicklung die plasmolytischen Untersuchungen der pflanzlichen Zellen viel beigetragen haben, ist hier nicht mehr geltend und die lyotrope Reihe tritt in den Vordergrund. In dieser Hinsicht ist das plasmolytische Verhalten der Spaltöffnungsschliesszellen sehr lehrreich. Kein Fall bei plasmolytischen Untersuchungen pflanzlicher Zellen ist bisher bekannt geworden, wo die Methode selbst auf die zu messende Grösse so tiefgreifende Beeinflussung ausübt wie bei den Schliesszellen.

In weit geöffnetem Zustand beträgt Si_g, mit $CaCl_2$, Rohrzucker und Glukose bestimmt, etwa 10 Atm., während es mit Alkalisalzlösungen 70 Atm. oder noch mehr erreichen kann. Viele Versuche haben gezeigt, dass die schnell eintretende Herabsetzung der Saugkraft des Schliesszelleninhalts durch die erstgenannte Gruppe von Plasmolytika in der Hauptsache für die Unstimmigkeiten verantwortlich ist. Die Plasmolyse der Schliesszellen im geschlossenen Zustand in Alkalisalzlösungen geht sehr schnell zurück und die Öffnungsbewegung stellt sich ein. Hier ist, im Gegensatz zum geöffneten Zustand, der Wert mit $CaCl_2$ und Rohrzucker der richtigere. In $CaCl_2$- und Zuckerlösungen tritt energische Katatonose und in Alkalisalzlösungen dagegen starke Anatonose auf. In dem am weitesten geöffneten Zustand bleibt kein Spielraum für Druckerhöhung übrig und im geschlossenen nicht für Druckherabsetztung. Die Fähigkeit der Alkalisalzlösungen, die Katatonose der Schliesszellen im geöffneten Zustand zu hemmen, ist von der Konzentration abhängig. Je schwächer die Konzentration wird, desto stärker tritt die Katatonose auf.

Beim binären Gemisch von $CaCl_2$ und KCl im bestimmten Verhältnis ($10:1 > Ca:K > 5:1$) wird mit zunehmender Verdünnung die Saugkraft der Lösung zwar kleiner aber damit Hand in Hand sinkt die die Katatonose hemmende Wirkung noch stärker herab, sodass drei grenzplasmolytische Konzentrationen zustandekommen. Zwischen den zwei kommt ein Konzentrationsbereich zum Vorschein, bei welchem die Plasmolyse mit zunehmender Verdünnung stärker auftritt.

Wir haben zur Zeit keine andere Methode als die plasmolytische, die osmotische Zustandsgrösse so kleiner Zellen wie die Schliesszellen zu bestimmen. So wurde in dieser Arbeit versucht, durch Anwendung von binären Gemischen von KCl und $CaCl_2$ diesen Übelstand zu überwinden. Die Lösung, die im Liter 1.5 GM. KCl und 0.225 GM. $CaCl_2$ enthält, ruft während ca. 15 Minuten weder osmotische noch zellphysiologische Veränderungen schwerwiegender Natur der Schliesszellen hervor.

Das Verhalten der Schliesszellen bei überschüssiger Wasserzufuhr ist auch beachtenswert. Dabei verkleinern sich die Schliesszellen, ohne dass sie, wie bei anderen pflanzlichen Zellen, ein möglichst grosses Volumen annehmen, und damit im Zusammenhang stellt sich die Schliessbewegung

ein. Diese Schliessbewegung wird von den intrazellurären Veränderungen, die auch bei der Schliessbewegung unter natürlichen Verhältnissen und bei der Verdunkelung usw. zu beobachten sind, begleitet. Die Schliesszelle mit hohem Si_g-Wert besitzt den lichtbrechenden, kompakten Kern, während der Kern im geschlossenen Zustand völlig gequollen ist und ein hyalines Aussehen aufweist. Mit dem Absteigen von Si_g geht die Quellung des Protoplasmas, sowohl des Kerns als auch des Cytoplasmas, und die Entmischung des Zellsaftes vor sich. Die Schliessbewegung im Wasser wird also nicht durch Turgorzunahme der umgebenden Gewebe allein, sondern durch aktive Herabsetzung der osmotischen Wirksamkeit in den Schliesszellen bewirkt.

Bei den pflanzlichen Zellen wurden oft in hypotonischen Medien beträchtliche Veränderungen beobachtet (Schädigung und Absterben der Zellen; SCHEITERER und WEBER '30, Vakuolenkontraktion; WEBER '30a u.a.m.). Die Herabsetzung der osmotischen Wirksamkeit beim Wässern der Zellen, die durch Exosmose des osmotisch wirksamen Bestandteiles des Zellsaftes bewirkt wird, wurde vielfach beobachtet (FITTING '15, ILJIN '28, BÄRLUND '29 und ALBACH '31). Doch steht sie im Vergleich mit der Veränderung der Schliesszellen beim Wässern, die die intrazellulären Veränderungen nach sich zieht, in Bezug auf Stärke weitaus zurück, sodass die letztere durch Exosmose der osmotisch wirksamen Substanz allein nicht erklärt werden kann. Diese scheint vielmehr der von HENNER ('34) und HARTMAIR ('37) bei der Vakuolenkontraktion beobachteten Erscheinung näherzustehen.

Die Zellen von *Ligustrum*-Beeren zeigen im Wasser starke Vakuolenkontraktion und Hand in Hand damit sinkt der grenzosmotische Wert auf einen Bruchteil der ursprünglichen Höhe in kurzer Frist. Wie schon von WEBER ('34) hervorgehoben wurde, könnte all diesen Erscheinungen, die als Vakuolenkontraktion, Tropfenbildung oder Aggregation zutagetreten, primär eine Änderung des Hydratationsvermögens im kolloidreichen Zellsaft zugrundeliegen, die kolloidchemisch als Koazervation (BUNGENBERG DE JONG '32) verstanden werden muss (BOKORNY '89). In den geöffneten Schliesszellen besitzen die Zellsaftkolloide hohes Hydratationsvermögen, das bei verschiedenen Eingriffen, wie Behandlung mit $CaCl_2$-oder Rohrzuckerlösung, Wässerung, Verdunkelung usw. durch Koazervation stark herabgesetzt wird. Dem Zellsaft steht nun viel freies Wasser zur Verfügung und es erfährt dadurch, wie ich sagen möchte, eine „intrazelluräre Verdünnung".

Die Zellen, bei denen Erscheinungen wie Vakuolenkontraktion, Tropfenbildung, Aggregation usw. zu beobachten sind, zeichnen sich durch Kolloidreichtum aus. Die Schliesszellen enthalten sehr oft reichlich von einem, dem Gerbstoffe nahe verwandten Stoff, der nach METZNER ('30) für die Spaltöffnungsbewegung eine Bedeutung haben könnte (vgl.

ARENDS '26 und FISCHER '31). HAMORAK ('15 u. '24) konstatiert das Vorhandensein der Gerbstoffe in der Nähe des Spaltöffnungsapparates. In dieser Hinsicht scheint es sehr beachtenswert, dass die „Gerbstoffe" im Zellsaft der vielen Bewegungsorgane, diffus oder in besonderen Vakuolen eingeschlossen, weit verbreitet sind; hier seien als Beispiel der Gelenkpolster der Leguminosen und Oxalideen (SIBURG '13, MOLISCH '15 und ECKMANN '16 u.a.), der Tentakel von *Drosera* und die „motive zone" von *Aldrovanda* (ASHIDA '34) erwähnt. Sowohl über die chemische Natur als wie über die Bedeutung der Substanz herrscht noch viel Unklarheit, wie dies bei dem Gerbstoff überhaupt der Fall ist (LOEW u. BOKORNY '92, VAN WISSELING '15 u.a.). Man könnte wie HAMORAK die Substanz als einen Stoffwechselprodukt ansehen, das mit der Funktion der Organe im Zusammenhang steht. Doch kann es ebenso möglich sein, dass sie für die Funktion der Organe, besonders für die Osmoregulation von Bedeutung ist, zumal, da sie sehr früh in der Entwicklung der Organe zum Vorschein kommt, bevor diese noch überhaupt funktionieren können.

Bei der ersten Phase der Öffnungsbewegung bis zum Erreichen der kleinen Spaltweite bleibt die Menge der Stärke unverändert, während sie mit zunehmender Spalterweiterung allmählich vermindert wird. Dass die anfängliche Phase der Öffnungsbewegung, die von STÅLFELT als „Spannungsphase" bezeichnet wurde, sich dem Lichteinfluss gegenüber anders verhält als die darauffolgende, „motorische Phase", wurde von STÅLFELT ('27), SIERP ('33) und HARMS ('36) konstatiert. Die Geschwindigkeit der ersteren ist von der Lichtstärke unabhängig, während die letztere, sowohl in ihrer Geschwindigkeit als auch in ihrer Endgrösse, von der zugeführten Lichtstärke abhängig ist. Es erscheint höchstwahrscheinlich, dass die Spannungsphase von STÅLFELT der kolloidchemischen Phase entspricht, bei welcher die kolloidchemische Veränderung dem Stärkeabbau gegenüber überwiegt, und die motorische Phase der enzymatischen, bei welcher die Stärkehydrolyse stärker ausgeprägt hervortritt.

Bei der Schliessbewegung treten zuerst die intrazellulären Veränderungen und starkes Abfallen von Si_g ein, ohne dass die Stärke merklich angereichert wird, und nachher, unter beträchtlicher Zunahme der Stärke, ein schwaches Sinken von Si_g. Die beiden Phasen der Schliessbewegung, die kolloidchemische und die enzymatische, sind zeitlich ziemlich scharf voneinander getrennt. Es versteht sich von selbst, dass die beiden Phasen nicht unabhängig voneinander vor sich gehen, sondern mit der Zeit ineinandergreifen. Die beiden Vorgänge, die bei jeder Phase ausgeprägter zutagetreten, könnten sogar kausal verknüpft sein. Bei der schnellen Bewegung bei plötzlichem Bedingungswechsel tritt zuerst der sich schnell vollziehende, kolloidchemische Vorgang auf und

darauf folgt die enzymatische Veränderung. Bei der Schliessbewegung verfällt die osmotische wirksame Substanz durch kolloidchemische Vorgänge in einen osmotisch unwirksamen Zustand und wird nachher zur Stärke synthesiert. Aus der Tatsache, dass die kolloidchemische Veränderung bei der Schliessbewegung im Vergleich mit der bei der Öffnungsbewegung, sehr beträchtlich ist, könnte man schliessen, dass die Hydrolyse-Produkte der Stärke in den geöffneten Schliesszellen eine Komponente des Koazervationssystems ausmachen.

Wir können die sichergestellten Veränderungen, die sich bei der Spaltöffnungsbewegung in den Schliesszellen von *Zebrina pendula* abspielen, tabellarisch wie folgt zusammenfassen.

	Öffnungsbewegung		Schliessbewegung
Si_g	Erhöhung	⇆	Herabsetzung
Stärke (Enzymsystem)	Hydrolyse	⇆	Synthese
Zellsaft (Kolloidsystem)	Hydratation	⇆	Dehydratation
Kalium (Permeabilität)	Anhäufung	⇆	Verschwinden
Protoplasma	Dehydratation	⇆	Hydratation
pH	Erhöhung	⇆	Erniedrigung

(nach SAYRE '26, SCARTH '29 u.a.)

Darüber, dass das Endglied der Reaktionskette durch die Si_g-Veränderung verursacht wird, besteht kein Zweifel (von MOHL '56, SCHWENDENER '81 u.a.m.), und dies lässt sich durch die zweierlei Systeme, das kolloidchemische und das enzymatische, regulieren. Wie die beiden Systeme miteinander kausal verknüpft sind, ist aber heute schwer zu sagen.

Die plötzliche Herabsetzung von Si_g bei der Schliessbewegung steht mit dem Entlassen von Kalium aus den Schliesszellen im engen Zusammenhang. Dass die Kaliumverminderung als solche die osmotische Wirksamkeit herabsetzen kann, ist ja möglich. Doch scheint es in Anbetracht der sehr schnell auftretenden Anatonose in der Kaliumsalzlösung wahrscheinlicher, dass durch Entlassen von Kalium aus den Schliesszellen die Stabilität des Kolloidsystems vermindert wird und so die Koazervation der Zellsaftskolloide zustandekommt. Solange das Kalium in den Schliesszellen reichlich vorhanden ist, bleibt eine Erniedeigung von Si_g aus. In NaCl-Lösung exosmiert das Kalium lange Zeit nicht und es tritt keine Si_g-Erniedrigung auf. Bei der Öffnungsbewegung ist eine langsame Ansammlung von Kalium in den Schliesszellen zu beobachten. Weder über den Mechanismus der Anhäufung bzw. des Verschwindens des Kaliums, noch über das Versperren desselben durch andere Alkalisalzlösungen sind wir bisher unterrichtet. Angesichts der enormen Veränderungen des Protoplasmas bei der Schliessbewegung können wir an

eine Veränderung der Permeabilität denken. Die Permeabilität der Schliesszellen ist, im Vergleich mit anderen Zellen des Hautgewebes, recht eigentümlich (WEBER '30 c und '33, SCHEITERER und WEBER '30). Auch eine Veränderung derselben mit dem Bewegungsspiel wird oft angenommen. In dieser Hinsicht gehen die Meinungen der Autoren ziemlich auseinander. LINSBAUER ('27) beobachtete die Erhöhung der Farbstoffpermeabilität der belichteten Schliesszellen, während KISSELEW ('25) die Herabsetzung im Licht konstatiert. Durch die angegebenen Versuche wurde indessen sichergestellt, dass sich die Permeabilität der Schliesszellen für Kaliumionen bei der Schliessbewegung erhöht und dies nach aussen gelassen wird. Hier scheint der erste Vorgang mit der Veränderung der Permeabilität des Protoplasmas eng verknüpft zu sein, wie bei anderen Reizerscheinungen (BÜNNING '29 '36 u. '39, ASHIDA '34 COLLA '37 u.a.).

Die Permeabilitätsveränderung für Salzionen bei der Reizerscheinung ist in der tierischen Physiologie allgemein anerkannt. Die Reizbarkeit ist mit einer bestimmten Verteilung des Salzions an den reizbaren Zellen verbunden, die bei der Reizaufnahme durch Permeabilitätsänderung gestört und während des Refraktärstadiums wiederhergestellt wird. Dass die Permeabilität für das Kaliumion beim Zustandekommen des Aktionsstroms der *Nitella*-Zellen eine wichtige Rolle spielt, wurde von einigen Autoren wahrscheinlich gemacht (HILL und OSTERHAUT '35).

Im natürlichen Bewegungsspiel gehen alle angegebenen Veränderungen in einer bestimmten Richtung, d.h. alle nach links oder nach rechts. Soweit meine Erfahrungen reichen, gehen Si_g-, Zellsaftsveränderung und der Gehalt an Kalium immer in derselben Richtung, sowohl unter natürlichen als auch unter experimentellen Bedingungen. Doch braucht das Enzymsystem nicht immer in derselben Richtung wie die genannten Erscheinungen zu gehen. Dies geht aus den Versuchen über Kaliumsalz-Wirkung auf die geschlossenen Stomata deutlich hervor.

Bringt man die Schliesszellen mit entmischtem Zellsaft in KCl-Lösungen, so verschwindet immer die Entmischung und Si_g erhöht sich, gleichviel ob sie sich im lange geschlossenen, mit Stärke reichlich gefüllten oder im stärkearmen Zustande kurz nach der kolloidchemischen Veränderung befinden. Die Stärke wird dabei im ersteren Falle vermindert und im letzteren angereichert. Die Veränderung von Si_g und der Stärkemenge gehen hier, im Vergleich zu der natürlichen Spaltöffnungsbewegung, ganz in umgekehrter Richtung vor sich. Die Erhöhung der ersteren und die Zunahme des letzteren treten gleichzeitig auf. Die zuerst von ILJIN ('22a, b und c) beobachtete Öffnungsbewegung in Neutralsalzlösungen kann nicht mehr so gedeutet werden, wie es WEBER ('23) auf Grund des Versuches von BIEDERMEN tat, dass die Salze direkt auf die Enzymtätigkeit aktivierend und so Si_g erhöhend einwirken. Viel-

mehr können wir annehmen, dass die Salze mit dem kolloidchemischen Vorgange in engerem Zusammenhange stehen als mit dem enzymatischen.

Über den Mechanismus der Enzymwirkung in den lebenden Zellen herrscht heute noch viel Unklarheit. PRZYLEÇKI ('35) hat die Frage zusammenfassend betrachtet und Folgendes als die regulatorischen Faktoren der Enzymreaktion in den lebenden Zellen hervorgehoben: „I. Faktoren, die die Enzymreaktion im einphasigen System beeinflussen: a) Wirkung auf das Enzym, b) auf das Substrat, c) auf beide gleichzeitig, d) auf den Enzym-Substrat-Komplex, e) auf das Milieu (z.B. Viskositätsänderungen); II. mit Heterogenität verbundene Momente: a) inaktivierende Adsorption, b) Koazervation, c) Occulusion von Enzym oder Substrat, d) gleichzeitige Enzym- und Substrat-Adsorption ohne Inaktivierung, e) Entstehung von Strukturen, von Membranen, die das Enzym und Substrat trennen". Betreffs der Tätigkeit der pflanzlichen Amylase wurde von OPARIN und seiner Schule ('29, '32 und '35) der inaktivierenden Adsorption bzw. der aktivierenden Elution des Enzyms eine wichtige Rolle zugesprochen. Die Wirkung der Amylase lässt sich durch Zusatz von geringer Menge Gerbstoffe unter Bildung von Eiweissniederschlägen vollständig aufheben. Das Enzym kann aber leicht in voller Stärke zur Regeneration gebracht werden, indem man den gebildeten Niederschlägen eine Albumin- oder Pepton-Lösung zusetzt. Nach OPARIN soll die inaktivierende Wirkung der Gerbstoffe durch Bildung von Eiweissniederschlägen, welche die gelösten Fermente adsorbieren, verursachen und die Regenerierung derselben durch eine Peptonlösung eine Elution dieser Fermente sein. Über die Wirkung der Wasserstoffionen auf Enzyme hat er auf ähnliche Weise einen Aufschluss zu geben versucht. In Anbetracht der intrazellulären Veränderungen bei der Spaltöffnungsbewegung können wir erwarten, dass die von der Mehrphasigkeit verbundenen, d.h. die kolloidchemischen Faktoren des Enzym-Systems, einer enormen Veränderung unterliegen. In dieser Hinsicht ist es interessant, dass die Tätigkeit der amylolytischen Enzyme in den Blättern durch Wasserdefizit gesteigert wird (MOLISCH '21, ILJIN '30 u.a.). Bei den Schliesszellen konnte ILJIN ('22 d, e und '33) durch künstlichen Wasserentzug mit konzentrierter Zuckerlösung oder durch Welken die Stärke zum Verschwinden bringen.

Man kann auch hier nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Quellung des Protoplasmas die Ursache oder die Folge der Entquellung des Zellsaftes darstellt. Aus den Beobachtungen von SHINKE ('37 und '38), der durch Zusatz von hypertonischen Rohrzuckerlösungen die gequollenen Kerne der Schliesszellen zur Entquellung bringen konnte, ohne dass die Entmischung des Zellsafts verschwand, ist es wahrscheinlich, dass die Quellung des Kerns durch die Erniedrigung der Saugkraft des Zellsaftes bei der Schliessbewegung verstärkt wird.

Die Fähigkeit der Salze, die Anatonose der Schliesszellen im geschlossenen Zustand zu bewirken und die Katatonose derselben im geöffneten Zustand zu hemmen, steht bei den Kationen in folgender absteigender Reihe: K>Na>Li, und bei den Anionen: Cl>SO_4. Sie stimmt mit der bei vielen Objekten längst bekannten Permeabilitätsreihe überein. Sie wurde bei vielen Fällen auf Grund der Saugkraftszunahme des Zellinhalts aufgestellt, sei es nun die Deplasmolyse (FITTING '15 und TRÖNDLE '18), die Ausdehnung der plasmolysierten Protoplasten (PRÁT '22) oder die Turgorzunahme (RUHLAND und HOFFMAN '25, LUNDEGARDH '11 und KAHO '21 b).

Dass das Ausmass der Anatonose der Schliesszellen in verschiedenen Salzlösungen von der eingedrungenen Menge derselben abhängig ist, liegt auf der Hand. Doch liegt die Frage nahe, ob die genannte Permeabilitätsreihe nicht nur durch Permeabilität, sondern auch durch Anatonose zustandekommen könnte, weil nach ILJIN ('23 und '24) die Anatonose in Salzlösungen eigentlich eine weit verbreitete Erscheinung sein soll (vgl. PRÁT '22 und GELLHORN '29). Wollte man die Ionenreihe von Schliesszellen durch Permeabilität erklären, so begeht man einen Zirkelschluss.

KAHO ('21 a) erhielt dieselbe Permeabilitätsreihe durch die Erniedrigung der Koagulationstemperatur plasmolysierter Protoplasten von *Zebrina* in verschiedenen Salzlösungen. Bei seiner Versuchsanordnung kommen als die die Reihe bestimmenden Faktoren nicht nur die Menge der Salze im Zellinnern sondern auch die Natur derselben im Betracht. Wir haben hier eine Summation sowohl der Permeabilitäts- als wie der Koagulationsreihe vor uns.

Ebenso ist die Reihe der Anatonose der Schliesszellen durch die Reihen der verschiedenen Teilvorgänge, wie die Permeabilität, die Hydratation des Zellsaftskolloides und die Hydrolyse der Stärke bestimmt. Dazu kommt noch die Reihe der Schädigung der Schliesszellen, besonders dann, wenn man mit konzentrierter Lösung oder bei langer Versuchsdauer arbeitet. Nimmt man statt des Si_g-Werts die Spaltweite als Masstab der Anatonose, wie es in vielen Arbeiten der Fall ist, so muss bei niederen Konzentrationen, in denen die Nebenzellen nicht plasmolysiert bleiben, auch das Turgor der letzteren berücksichtigt werden. Inwieweit hier die verschiedenen Wirkungen der Salze durch den Unterschied der Permeabilität verursacht werden, können wir nicht ohne weiteres sagen.

Es ist höchst bemerkenswert, dass die von mir erhaltene Kationenreihe zu der von ILJIN ('22 a) in ganz umgekehrter Folge steht. Hier ist aber nicht zu vergessen, dass die letztere bei dem hydrolytischen Abbau der Stärke gewonnen wurde, während das Augenmerk in dieser Arbeit auf die Si_g-Erhöhung gerichtet wurde. Bei der niederen Konzentration und erst nach langer Versuchsdauer kommt die Reihe von

ILJIN zum Vorschein. Es ist auch möglich, dass die beiden Systeme der Turgor-Regulation den Kationen gegenüber verschieden reagieren können.

Die Beteiligung der zwei Systeme an dem Bewegungsmechanismus der Spaltöffnung würde zu verschieden gearteten Ergebnissen, die mit verschiedenen Pflanzen erhalten wurden, führen können. Bei einigen Pflanzen könnte das kolloidchemische System so stark entwickelt sein wie bei *Zebrina* und *Commelina*, während sich bei anderen die Bewegung vorwiegend durch die Stärkeumwandlung steuern lassen könnte. Wie aus der Aufspeicherung der basischen Farbstoffe hervorgeht, unterscheiden sich die Pflanzen im Reichtum an Kolloidsubstanz der Schliesszellen sehr stark voneinander. In dieser Hinsicht scheint es mir interessant, dass der Unterschied zwischen Si_g(KCl) und Si_g($CaCl_2$) von Schliesszellen geöffneter Stomata bei *Zbrina* und *Commelina* bedeutend grösser ist als bei *Vicia*, die weniger färbbare Schliesszellen führt. Ob die sich widersprechenden Angaben über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Spaltöffnungsbewegung (PAETZ '30, SIERP '33, PYRKOSCH '36, HARMS '36 und FREUDENBERGER '40), die BÜNNING ('39) durch die Annahme von verschiedener Reaktionsfähigkeit der Spannungs- bzw. motorische Phase zu erklären versucht, von diesem Gesichtspunkte aus zu betrachten sind, kann erst durch spätere Untersuchungen aufgeklärt werden.

VI. Zusammenfassung

1) Die Bestimmungen des grenzplasmolytischen Wertes der Schliesszellen weit geöffneter Stomata ergeben je nach den benutzten Plasmolytika stark abweichende Werte. Die Alkalisalze geben z.B. bei *Zebrina pendula* einen Wert von etwa 70 Atm., während man mit Erdalkalisalzen und Zuckerarten einen Druck von etwa 10 Atm. findet. Im geschlossenen Zustand ist der Wert je nach den Plasmolytika nicht so stark abweichend wie im geöffneten, doch geben die Alkalisalze auch hier höhere und die Erdalkalisalze sowie die Zuckerarten etwas niedrigere Werte. Die Unstimmigkeit wird mit der Zeit immer grösser, indem die plasmolysierten Stomata in den ersteren Lösungen nicht nur Deplasmolyse sondern auch die Öffnungsbewegung aufweisen. Hier tritt eine starke Erhöhung der osmotischen Wirksamkeit ein. Die Ionen stehen mit der druckerhöhenden Wirkung bei den Kationen in der Reihe: K>Na>Li, und bei den Anionen: $Cl>SO_4$.

2) Die Unstimmigkeit betreffs der osmotischen Werte im geöffneten Zustand ist hauptsächlich auf die Herabsetzung der osmotischen Leistungsfähigkeit in den Lösungen von Erdalkalisalzen und Zuckerarten zurückzufüren. In diesen Lösungen verschmälern sich die Stomata in allen Konzentrationen. Man kann also die Konzentration, in welcher das

Volumen der Schliesszellen weit geöffneter Stomata unverändert bleibt, nicht feststellen.

3) In Alkalisalzlösungen niedriger Konzentration werden die Stomata weiter geöffnet als die urspünglichen. In noch niedrigeren aber verengen sie sich, bis sie im Wasser fast geschlossen werden. Hier tritt immer eine starke Herabsetzung der osmotischen Wirksamkeit auf. Durch Zusatz kleiner Mengen von Alkalisalzen zum Wasser kann man die Katatonose verlangsamen oder auch hemmen. Die Ionen stehen mit der katatonosehemmenden Wirkung bei den Kationen in der Reihe: K>Na>Li, und bei den Anionen: $Cl>SO_4$.

4) In den binären Mischlösungen von $CaCl_2$ und KCl verhalten sich die Schliesszellen weit geöffneter Stomata je nach dem Verhältnis der beiden Komponenten verschieden. Ist KCl im Verältnis zu $CaCl_2$ gering, so ergibt die Lösung ebenso einen niedrigeren grenzplasmolytischen Wert wie reine $CaCl_2$-Lösung. Mit steigender Menge von KCl tritt die Plasmolyse bei beiden, niederen und hohen Konzentrationen ein, indem bei einer dazwischen liegenden Konzentration die Schliesszellen mit der Zunahme der Saugkraft der Lösung allmählich unplasmolysiert werden. Enthält die Lösung verhältnissmässig noch grössere Mengen von KCl, so gibt sie einen hohen grenzplasmolytischen Wert. Dieses sonderbare Verhalten der Schliesszellen kann durch die abnehmende katatonosehemmende Wirkung mit der Verdünnung von KCl in der Mischlösung erklärt werden.

5) Die Spaltöffnungsweite ist durch den Turgor der umgebenden Gewebe stark beeinflusst. Bei gleich bleibendem Wert von Si_g ist sie an turgorlosen, schwach gewelkten Blätter nachmittags viel grösser als an turgeszenten Blätter in den Morgenstunden.

6) Bei der Spaltöffnungsbewegung lassen sich intrazelluläre Veränderungen in den Schliesszellen beobachten. Mit schreitender Schliessbewegung unterliegt der Kern einer Quellung und die Strömung des Protoplasmas stellt sich ein. Bei *Zebrina* ist ein Entmischungsvorgang des Zellsaftes zu bemerken.

7) Im geöffneten Zustand enthalten die Schliesszellen Kalium in grosser Menge, im geschlossenen dagegen nicht. Die Veränderung am Kaliumgehalt ist immer da anzutreffen, wo die Bewegung die Herabsetzung von Si_g nach sich zieht, gleichgültig, ob die letztere durch Verdunkelung, Wässerung der Schnitte oder durch andere Ursachen bewirkt wird.

8) Im ersten Augenblicke der Öffnungsbewegung erhöht sich die osmotische Wirksamkeit der Schliesszellen, ohne dass die Stärke merklich vermindert wird, während in der weiteren Zeitspanne die Zunahme der ersteren durch eine starke Abnahme der letzteren begleitet wird. Bei der plötzlichen Schliessbewegung tritt zuerst ein bedeutendes Absteigen

von Si_g ohne Stärkeanreicherung auf. Dann folgt ein schwaches Absteigen von Si_g, das eine bedeutende Zunahme der Stärke mit sich führt.

9) Der Bewegungszyklus ist, in Bezug auf die Veränderung von Si_g und der Stärkemenge, aus vier Phasen zusammengesetzt. Die Phasen, welche dem Stärkeumsatz vorangehen, stellen die Phasen dar, bei denen die Quellung bzw. die Entquellung des Zellsaftskolloides eine vorwiegende Rolle spielt.

10) Die kolloidchemische Phase der Schliessbewegung vollzieht sich mit grosser Geschwindigkeit bei der Zimmertemperatur und geht, wenn auch recht langsam, selbst bei niederer Temperatur vor sich. Die Stärkesynthese beansprucht ziemlich lange Zeit und wird durch niedere Temperatur vollständig sistiert.

11) Man kann durch geeignete Versuchsanstellung Schliesszellen erhalten, die einen niedrigen Si_g-Werte und spärliche Stärke-Mengen besitzen. Solche Schliesszellen weisen in KCl-Lösungen eine Zunahme von Si_g unter gleichzeitiger Anreicherung der Stärke auf. Die Veränderungen von Si_g und der Stärkemenge lassen sich also durch experimentelle Bedingungen in gerade entgegengesetzte Richtungen des normalen Verlaufes bringen.

12) Es wurde wahrscheinlich gemacht, dass der die Veränderung der äusseren Faktoren gegenüber schnell reagierende Anteil der Spaltöffnungsbewegung nicht durch die amylolytische Tätigkeit der Fermente, sondern durch die Quellung bzw. Entquellung der Zellsaftskolloide verursacht wird. Die letztere wird wiederum durch die Permeabilität des Schliesszellenplasmas für gelöste Stoffe, besonders für Kalium, reguliert. Die enzymatische Tätigkeit der Schliesszellen wird durch äussere Faktoren in indirekter Weise, nämlich durch den Quellungszustand des Protoplasmas beeinflusst.

Literatur

ALBACH, W., '31 Über die schädigende Wirkung der Plasmolyse und Deplasmolyse. Protoplasma Bd. **12**.

ARENDS, J., '26 Über den Einfluss chemischer Agenzien auf den Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschliesszellen. Planta Bd. **1**.

ASHIDA, J., '34 Studies on the leaf movement of *Aldrovanda* vesiculosa L. I. Process and mechanism of the movement. Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University. Series B, Vol. **9**, No. 3.

BÄRLUND, H., '29 Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Acta botan. fennica, Nr. **51**.

BECK, W. A., '26 Cane sugar and potassium nitrate as plasmolysing agents. Protoplasma Bd. **1**.

———, '28 Osmotic pressure, osmotic value and suction tension. Plant Physiol. Vol. **3**.

BEYER, A. FR., '29 Über die Tropfenbildung in den Schliesszellen von *Tradescantia Zebrina*. Bot. Archiv Bd. **26**.

BIEDERMANN, W., '21 Das Koferment, Komplement der Diastase. Fermentforschung. Bd. 4 (zitiert nach WEBER '23).

BOKORNY, TH., '89 Über Aggregation, Jahrb. f. wiss. Bot. **20**.

BRENNER, W., '20 Über die Wirkung von Neutralsalzen auf die Säureresistenz, Permiabilität und Lebensdauer der Protoplasten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. **38**.

BUHMANN, A., '35 Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes der Pflanzen. Protopl. Bd. **23**.

BUNGENBERG DE JONG, H. G. '32 Die Koazervation und ihre Bedeutung für die Biologie. Protopl. Bd. **15**.

BÜNNING, E., '29 Untersuchungen über die Seismoreaktion von Staubgefässen und Narben. Zeitschr. f. Bot. Bd. **21**.

———, '36 Die Entstehung der Variationsbewegungen der Pflanzen. Ergeb. der Biol. Bd. **13**.

———, '39 Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Berlin.

COLLA, '37 Die kontraktile Zelle der Pflanzen. Berlin.

DARWIN, F., '98 Observations on stomata. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London B. Vol. **190**.

——— and PERTZ, D. F. M., '12 On a new method of estimating the aperture of stomata. Proc. Roy. Soc. London. Vol. **84**.

DERRY, B. H. E., '29 Plasmolyseform und Plasmolysezeitstudien. Protopl. Bd. **8**.

FISCHER, M., '31 Zur Verteilung des Gerbstoffes in der Epidermis. Biol. Zentralbl. Bd. **51**.

FITTING, H., '15 Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **56**.

FREUDENBERGER, H., '40 Die Reaktion der Schliesszellen auf Kohlensäure und Sauerstoffentzug. Protopl. Bd. **35**.

GELLHORN, E., '29 Das Permeabilitätsproblem. Berlin.

ECKMANN, G., '16 Zur Kenntnis der Gerbstoffe in den Gelenken. Dissertation. Göttingen (zitiert nach TUNMANN-ROHSENTHALER '31).

HAAS-POETZL, I., '31 Die Wirkung von Salzen auf die Spaltöffnungsbewegung. Beih. z. bot. Zbl. Bd. **47**.

HAMORAK, N., '15 Beiträge zur Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates. Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien Abt. I, Bd. **124**.

———, '24 Neue Beiträge zur Mikrochemie und Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Ber. d. Landaw. Inst. Kamjanetz-Podolsk.

HARMS, H., '36 Beziehungen zwischen Stomataweite, Lichtstärke und Lichtfarbe. Planta Bd. **25**.

HARTMAIR, V., '37 Über Vakuolenkontraktion in Pflanzenzellen. Protopl. Bd. **28**.

HARTSUIJKER, K., '35 Kritische Bemerkungen über einige der wichtigsten Methoden zur Ermittelung des Öffnungszustandes der Spaltöffnungen. Rec. Trav. Bot. Neérl. Bd. **32**.

HEATH, O. V. S., '38 An Experimental investigation of the mechanism of stomatal movement, with some preliminary observations upon the response of the guard cells to "shock." New Phytologist. Vol. **37**.

HEINRICHER, E., '86 Verwendbarkeit des Eau de Javelle zum Nachweis kleinster Stärkemengen. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. **3**.

HENNER, J., '34 Untersuchungen über Spontankontraktion der Vakuolen. Protopl. Bd. **21**.

HILL, S. E., and W. J. V. OSTERHAUT, '35 Nature of action current in Nitella. Journ of gen. Physiol Vol. **18**.

HÖBER, R., '26 Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig.

HÖFLER, R., '39 Silbernitrat-Reduktion der Schliesszellen und Öffnungszustand der Stomata. Protopl. Bd. **33**.

ILJIN, W. S., '15 Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. Beih. z. Bot. Zbl. Bd. **32**.

———, '22a Wirkung der Kationen von Salzen auf den Zerfall und die Bildung von Stärke in den Pflanzen. Biochem. Zeitschr. Bd. **132**.

———, '22b Synthese und Hydrolyse von Stärke unter dem Einfluss der Anionen von Salzen in Pflanzen. Biochem. Zeitschr. Bd. **132**.

———, '22c Physiologischer Pflanzenschutz gegen schädliche Wirkung von Salzen. Biochem. Zeitschr. **132**.

———, '22d Die Wirkung hochkonzentrierter Lösungen auf die Stärkebildung in den Spaltöffnungen der Pflanzen Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **61**.

———, '22e Über den Einfluss des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **61**.

———, '23 Die Permeabilität des Plasmas für Salze und die Anatonose. Stud. Plant Physiol. Lab. Charles Univ. Prague. Vol. **1**.

———, '25 The Influence of salts on the alternation of cell sap in plants. Stud. Plant Physiol. Lab. Charles Univ. Prague. Vol. **2**.

———, '28 Die Durchlässigkeit des Protoplasmas, ihre quantitative Bestimmung und ihre Beeinflussung durch die Wasserstoffionenkonzentration Protopl. Bd. **3**.

———, '30 Der Einfluss des Welkens auf den Ab- den Aufbau der Stärke. Planta Bd. **10**.

———, '33 Über das Öffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **77**.

———, '35 Das Absterben der Pflanzenzellen in reinen und balancierten Salzlösungen. Protopl. Bd. **24**.

KACZMAREK, A., '29 Untersuchungen über Plasmolyse und Deplasmolyse in Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Protopl. Bd. **6**.

KAHO, H., '21a Über die Beeinflusung der Hitzekoagulation des Pflanzenplasmas durch Neutralsalze. I Mitt. Bioch. Zeitschr. Biochem. Zeitschr. Bd. **117**.

———, '21b Ein Beitrag zur Permeabilität des Pflanzenplasmas für Neutralsalze. IV Mitt. Biochem. Zeitschr. Bd. **123**.

KELLE, A., '34 Zur Physiologie der Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates. Inaug-Diss. Münster. (zitiert nach URSPRUNG '38).

KELLER, R., '18 Die Elektrizität in der Zelle. Wien und Leipzig.

———, '27 Neues von der Protoplasma-Elektrizität. Protoplasma. Bd. **1**.

KISSELEW, N. N., '25 Veränderungen der Durchlässigkeit des Protoplasmas der Schliesszellen im Zusammenhange mit stomatären Bewegungen. Beih. z. bot. Zbl. Bd. **41**.

———, '28 Der Temperatureinfluss auf die Stärkehydrolyse in Mesophyll- und Schliesszellen. Planta Bd. **6**.

KOHL, F. G., '95 Zur Mechanik der Spaltöffnungsbewegung. Botan. Beiblatt zur Leopoldina (zitiert nach SCARTH '27).

KNIGHT, R. C., '17 The inter-relation of stomatal aperture, leaf water content and transpiration rate. Ann. Bot. Vol. **31**.

———, '22 Further observations on the transpiration, stomata, leaf water content, and wilting of plants. Ann. Bot. Vol. **36**.

LAIDLAW, C. G. P. and KIGHT, R. C., '16 A description of a recording prometer and a note on stomatal behaviour during wilting. Ann. Bot. Vol. **30**.

LEITGEB, H., '82 Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungen. Mitt. aus der bot. Inst. Graz. 1. 1886 (zitiert nach LINSBAUER '27b).

LEPESCHKIN, W. W., '38 Kolloidchemie des Protoplasmas. II. Auflage. Dresden.

LEWIS, G. N., '08 The osmotic pressure of concentrated solutions and the law of the perfect solution. Journ. Amer. Chem. Soc. Vol. **30**.

LIEBALD, E., '38 Einige Beobachtungen über rythmische Fällungen in pflanzlichen Geweben. Protopl. **29**.

LIESEGANG, RAPHAEL ED., '31 Artefakte beim lokalisierten Nachweis löslicher Salze im Gewebe. Protoplasma. Bd. **12**.

LILIENSTERN, M., '35 Beiträge zur Physiologie der Epidermis. Protopl. Bd. **22**.

LINSBAUER, K., '17 Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora **109**.

————, '26 Beobachtungen an Spaltöffnungen. Planta. Bd. **2**.

————, '27 Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. Planta. Bd. **3**.

LLOYD, F. E., '08 The Physiology of Stomata. Carnegie Inst. Wash. Publ. No. **82**.

————, '25 The Cabalt sodium Hexanitrite Reaktion for Potassium in Plant Cells. Flora. Bd. **118**.

LOEW, O., und BOKORNY, Z., '92 Zur Chemie der Proteosomen. Flora Bd. **76**.

LUNDEGÅRDH, H., '11 Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* unter verschiedenen äusseren Bedingungen. K. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar. 47. '11 (zitiert nach GELLHORN '29).

MACALLUM: '05 On the distribution of Potassium in animal and vegetable cells. Journ. Physiol. Vol. **32**.

METZNER, P., '30 Über das optische Verhalten der Pflanzengewebe im langwelligen ultravioletten Licht. Planta. Bd. **10**.

MOHL, H. VON, '56. Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen? Bot. Ztg.

MOLISCH, H., '15 Über einige Beobachtungen an *Mimosa pudica*. Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Abt. I Bd. **124**.

————, '21 Über den Einfluss der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Ber. d. deutsch. bot Ges. Bd. **39**.

————, '23 Mikrochemie der Pflanze. 3 Aufl. Jena.

MONZI, M., '38a Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch plötzliches Wasserabsperren und -zuführen, mit besonderer Berücksichtigung der Spaltöffnungsbewegung zur Regenzeit. Jap. Journ. Bot. Vol. **9**.

————, '38b Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch Regenfall. Ebenda. Vol. **9**.

————, '38c Die Mitwirkung der Stomata-Nebenzellen auf die Spaltöffnungsbewegung. Ebenda. Vol. **9**.

NADEL, M., '35 On the influence of various fixatives on stomatal behaviour. A critical contribution to the theory of LLOYDS' alkohol-fixation method. Palest. Journ. Bot. Vol. **1**. (Zitiert nach HEATH '38).

NIKOLIC, M., '25a Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. I. Der Einfluss von Säuren auf Transpiration und Spaltöffnungsbewegung. Beih. z. bot. Zbl. Bd. **41**.

————, '25b Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. II. Über die Beziehung der Stomatärbewegung zur Lichtintensität. Beih. z. bot. Zbl. Bd. **41**.

OPARIN, A., '34 Die Wirkung der Fermente in der lebenden Zelle. Ergeb. d. Enzymforschung. Bd. **3**.

————, und A. KURSANOW, '29 Inaktivierung von Fermenten durch Gerbstoffe. Biochem. Zeitschr. Bd. **209**.

————, und A. KURSANOW, '32 Über das Wesen der Ph-Wirkung auf die Tätigkeit der Amylase. Biochem. Zeitschr. Bd. **256**.

————, S. MAUSKAJA und I. GLASNOW, '34 Die Inaktivierung der Amylase durch Adsorption an Eiweissniederschlägen. Biochem. Zeitschr. Bd. **272**.

OPPENHEIMER, H. R., '32 Über Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichsten Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Säfte. Planta. Bd. **16**.

PAETZ, K. W., '30 Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen stomatärer Öffnungsweite und bekannten Intensitäten bestimmter Spektralbezirke. Planta. Bd. **10**.

PEKAREK, J., '34 Über die Aziditätsverhältnisse in den Epidermiszellen bei *Rumex acetosa* im Licht im Dunkeln. Planta Bd. **21**.

PFEFFER, W., '97 Pflanzenphysiologie. Leipzig.

PRÁT, S., '22 Plasmolyse und Permeabilität. Biochem. Zeitschr. Bd. **128**.

PRZYLEÇKI, ST. J. von. '35 Über die intracelluläre Regulierung der Enzymreaktionen mit besonderer Berücksichtigung der Amylasewirkung. Ergeb. der Enzymforschung Bd. **4**.

PYRKOSCH, G., '36 Licht und Transpirationswiderstand. I. Teil: Die Transpirationswiderstände im monochromatischen Licht. Proteplasma. Bd. **26**.

————, '36 Licht und Transpirationswiderstand. II. Teil: Der Einfluss des Lichtes auf kolloidale Systeme. Ebenda.

RENNER, O., '10 Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora. Bd. **100**.

ROSING, MARGERY, '08 Der Zucker- und Stärkegehalt in den Schliesszellen offener und geschlossener Spaltöffnungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. **26a**.

RUHLAND, W. und HOFFMANN, '25 Die Fermeabilität von *Begiatoa mirabilis*, Planta Bd. **1**.

SAYRE, J. D., '26 Physiology of stomata of *Rumex Patientia*. The Ohio Journ. of Science. Vol. **26**.

SCARTH, G. W., '27 Stomatal movement: Its regulation and regulatory role. Protopl. Bd. **2**.

————, '29 Influence of H-iron concentration on the turgor and movement of plant cells with special reference to stomatal behavior. Proc. of the international Congress of Plant Science **2**.

————, '32 Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. Plant physiol. Vol. **7**.

————, WHITE, J. and BROWN, A., '33 On the cause of nicht opening of stomata. Trans. Roy. Soc. Canada. Vol. **27**.

SCHEITERER, H. und F. WEBER, '30 Hypotonietod von Pflanzenzellen Protopl. Bd. **10**.

SCHORN, M., '29 Untersuchungen über die Verwendbarkeit der Alkoholfixierungs- und der Infiltrationsmethode zur Messung von Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **71**.

SCHWENDENER, S., '81 Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss.

SHINKE, N., '37 An Experimental study on the structure of living nuclei in resting stage. Cytologia. Fujii Jub. Vol.

————, '38 Experimental studies of cell-nuclei. Memories of the College of Science. Kyoto Imperial University, Series B, Vol. **15**.

SIERP, H., '33 Untersuchungen über die Öffnungsbewegung der Stomata in verschiedenen Spektralbereichen. Flora. Bd. **128**.

SMALL, J. and K. M. MAXWELL, '39 Phenomena in relation to stomatal opening. 1. *Coffea arabica* and some other species. Protopl. Bd. **32**.

STAHL, E., '94 Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. Bd. **52**.

STÅLFELT, M. G., '27 Die Photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. Flora Bd. **21**, N. F.

————, 28 Die Abhängigkeit der photischen Spaltöffnungsbewegungen von der Temperatur. Planta Bd. **6**.

———, '29a Neuere Methoden zur Ermittelung des Öffnungszustandes der Stomata. Handb. d. biol. Arbeits-Meth. Abt. XI Teil **4**.
———, '29b Plusierende Blattgewebe. Planta Bd. **7**.
———, '29c Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. Planta Bd. **8**.
SIBURG, F. W., '13 Zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Gelenken der Leguminosen und Oxalideen. Dissertation Göttingen. (zitiert nach TUNMANN-ROSENTHALER '31).
STEINBERGER, '22 Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schliesszellen von Luft und Wasserspalten. Biol. Zentralbl. Bd. **42**.
STRUGGER, S. und WEBER, F., '25 Stärkeabbau in Mesophyll und Schliesszellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. **43**.
———, '26 Zur Physiologie der Stomata-Nebenzellen. Ebenda Bd. **44**.
STSCHEPKINA, T. W., '34 Über das Prinzip der Einrichtung des Mechanismus des pflanzlichen Spaltöffnungsapparates, durch welches dessen periodischen Kontraktion bedingt ist. Journ. Bot. U.S.S.R. Vol. **19**.
TAGAWA, T., '36 The influence of atmospheric humidity upon the suction force of the plant shoot, with special reference to the stomatal aperture. Jap. Jour. Bot. Vol. **8**.
———, '36 The influence of light on the stomatal opening. Jap. Jour. Bot. Vol. **8**,
———, '37 The influence of the temperature on the culture water on the water absorption by the root and on the stomatal aperture. Journ. Facul. Agr. Hokkaido Imper. Univ. Sapporo. Vol. **39**.
———, '38 Further studies on the influence of the water temperature on the water absorption and the stomatal aperture. Journ. of the Facult. of Agr. Hokkaido Imper. Univ. Vol. **45**.
TRÖNDLE, J., '10 Über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **48**.
TUNMANN, O. und L. ROSENTHALER, '31 Pflanzenmikrochemie. Berlin.
URSPRUNG, A. und BLUM, G., '24 Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **63**.
URSPRUNG, A., '38 Die Messung der osmotischen Zustandsgrössen pflanzlicher Zellen und Gewebe. Handbuch d. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI Teil 4.
DE VRIES, H., '84 Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot. **14**.
WIGGANS, R. G., '21 Variations in the osmotic concentration of the guard cells during the opening and closing of stomata. Amer. Journ. of Bot. Vol. **8**.
WEBER, F., '23 Enzymatische Regulation der Spaltöffnungsbewegung. Naturwissenschaften. Bd. **11**.
———, '25a Lageveränderung der Chloroplasten in Schliesszellen. Planta Bd. **1**.
———, '25b Plasmolyseform und Kernform funktionierender Schliesszellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **64**.
———, '26a Der Zellkern der Schliesszellen. Planta. D Bd. **1**.
———, '26b Hitze-Resistenz funktionierender Schliesszellen. Planta **1**.
———, '26c Die Schliesszellen. Arch. exper. Zellforsch. Bd. **3**.
———, '26d Stomata -Öffnen welkender Blätter. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Ed. **45**.
———, '27 Cytoplasma- und Kern-Zustandsänderungen bei Schliesszellen. Protopl. Bd. **2**.
———, '30a Vakuolen-Kontraktion vital gefärbter *Elodea*-Zellen. Protopl. Bd. **9**.
———, 30b Vokuolen-Kontraktion, Tropfenbildung und Aggregation in stomata-Zellen. protopl. Bd. **9**.
———, '30c Permeabilität der Stomata-Zellen. Protopl. Bd. **10**.
———, '31 Plasmolyse-Resistenz und Plasmolyse-Permeabilität bei Narkose. Protopl. Bd. **14**.

———, '26e Hitze-Resistenz funktionierender Stomata-Nebenzellen. Planta. Bd. **2.**
———, '32a Harnstoff-Permeabilität ungleich alter Stomata-Zellen. Protopl. Bd. **14.**
———, '32b Gallensalz-Wirkung und Plasmolyse-Permeabilität. Protopl. Bd. **17.**
———, '32c Aluminiumsalz-Wirkusg und Plasmolyse-Permeabilität. Protopl. Bd. **17.**
———, '33 Zur Permeabilität der Schliesszellen. Protopl. **19.**
———, '34 Vakuolen-Kontraktion der Borraginaceen-Blütenzellen als Synärese. Protoplasma Bd. **22.**
WISSELING, C. VAN, '15 Über den Nachweis des Gerbstoffes in der lebenden Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. **32.**

Tafelerklärung

a—c eine weit geöffnete Stoma in Wasser; a nach 2 Minuten, b nach 10 Minuten, c nach 20 Minuten.

d Entmischungsvorgang im Zellsaft der Schliesszellen.

e—g weit geöffnete Stomata aus einunddemselben Blatt in KCl-Lösungen verschiedener Konzentration nach einer Stunde; e in 0.2 Mol, f in 0.08 Mol, g in 0.04 Mol.

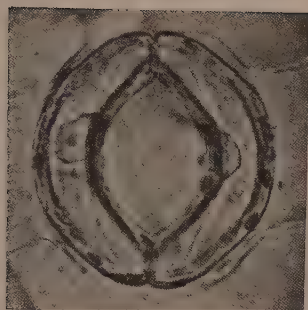
h—j Plasmolyseform der weit geöffneten Stomata; h in 1.6 Mol KCl, i in 1,0 Mol $CaCl_2$, j in 0.2 Mol $CaCl_2$.

k—l eine weit geöffnete Stoma von *Commelina communis* im Wasser; k nach 2 Minuten, l nach 15 Minuten.

m—p Kalium-Nachweis in den Schliesszellen weit geöffneter Stomata aus einunddemselben Blatt; m 3 Minuten lang gewässert, n 20 Minuten lang gewässert, o 3 Minuten lang in 0.2 $CaCl_2$, p 20 Minuten lang in 0.2 $CaCl_2$.

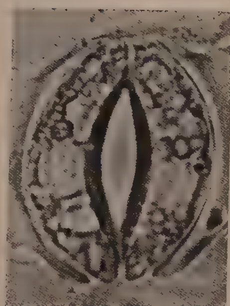
Bem. Bei k und l handelt es sich um *Commelina communis* und bei allen anderen um *Zebrina pendula.*

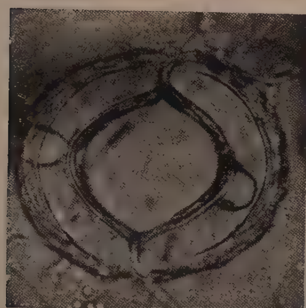
BOTANISCHES INSTITUT, WISSENSCHAFTLICHE FAKULTÄT,
KYOTO KAISERLICHE UNIVERSITÄT, KYOTO.


a


b


c


d

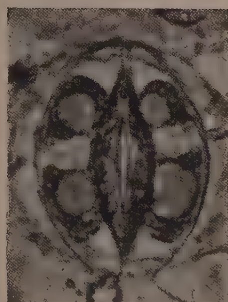

e

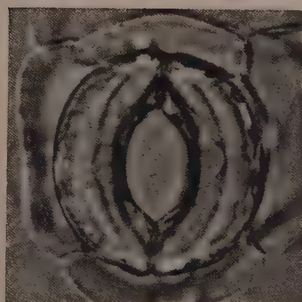

f


g


h


i


j

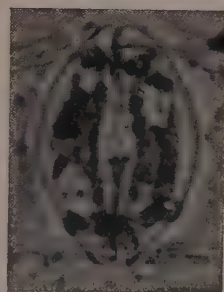

k


l


m


n


o


p

Cytogenetical studies on *Oryza sativa* L.

VI. The cytogenetics of F_1 hybrid of *O. minuta* PRESL. and *O. latifolia* DESV.(1)

By Toshitaro MORINAGA

With 16 text-figures and 3 tables

(Received October 4, 1942)

The Cytogenetical studies on *Oryza* were started by the author with three closely related species, namely *O. sativa* L., *O. minuta* Presl., and *O. latifolia* Desv. Artificial hybridization was tried reciprocally between any two of those three species, and four kinds of interspecific hybrids, *O. sativa* × *O. minuta*, *O. sativa* × *O. latifolia*, *O. minuta* × *O. latifolia* and *O. latifolia* × *O. minuta* were obtained (3).

The results of cytogenetical investigations on the first two kinds of hybrids above mentioned have been described minutely in the fourth and fifth reports of this series (5, 6). In this report, the results of investigations on the hybrid between *O. minuta* and *O. latifolia*, which have partly been given elsewhere, will be presented in a rather complete form (2, 3, 4).

Results of breeding experiments

Materials and methods

Descriptions have been made, in the previous reports, on the species *O. minuta* Presl. (n=24) and *O. latifolia* Desv. (n=24). These species, though differ strikingly in the size of the plant, rather resemble each other in various respects. They produce small spikelets, short ligules and short terminal leaf-blades. Their flowers open early in the morning, exposing the stigmas out of the glumes. By such characters as above indicated the two species will be easily distinguished from *O. sativa* L. (n = 12).

The breeding and cytological methods adopted in the following studies were the same as those used by the author in his other *Oryza* investigations (5).

(1) Contributions from the Institute of Agronomy, Kyushu Imperial University, No. 74.

Results of crossing

In 1935, artificial hybridization was tried reciprocally between *O. minuta* and *O. latifolia*. Three hundreds and seventyseven flowers of *latifolia* which were pollinated with the pollen of *minuta* gave 61 (16.18%) well shaped and 24 (6.37%) ill developed grains. On the other hand, 152 flowers of *minuta* produced with the pollen of *latifolia* 76 (50%) perfect and 8 (5.26%) imperfect grains. All the grains there obtained were tried to germinate in the next spring, and out of 77 seedlings then came up 19 perished soon after germination. Fifty eight survived individuals, all uniform in appearance, were decided morphologically as true hybrids (Table 1). Thus the hybrid between *O. minuta* and *O. latifolia* was proved to be obtainable in either way of their reciprocal matings.

TABLE I. Results of artificial pollination between *O. minuta* Presl. and *O. latifolia* Desv., in 1935

Line No. of F_1 in 1936	Combination of parents	Number of flowers pollinated	Number of perfect grains obtained	Number of imperfect grains obtained	Number of parthenocarpic ovaries	Number of empty spikelets	Number of grains germinated	Number of seedlings died soon after germination	Number of selfed individuals	Number of true F_1 plants survived
80	*latifolia* × *minuta*	377	61	24	8	284	38	3	0	35
% for the total Flowers pollinated		16.18	6.37	2.12	75.33	0.10	—	—		0.09
81	*minuta* × *latifolia*	152	76	8	5	63	39	16	0	23
% for the total Flowers pollinated		50.00	5.25	3.29	41.45	0.25	—	—		0.15

Description of F_1 plants

Two F_1 Plants representing respectively the hybrids, *O. minuta* × *O. latifolia* and *O. latifolia* × *O. minuta*, were kept from August 6th under the controlled day length of 8 hours. Under such conditions, they shot the ear early in September showing no essential differences whatever between those reciprocal plants. The characters of the parental species and their phenotypic manifestation in the hybrids are represented in Tables II and III (Cf. Fig. 1).

O. latifolia is characteristic by its tall and thick culms with coarse and wide leaves, while *O. minuta* is a dwarf plant of tender appearances with comparatively wide leaves. The F_1 plants, being rough in appearances, resemble closely *O. latifolia* in the length and thickness of culms and the length of ears. The terminal leafblades of *O. minuta* are shorter

TABLE II. Parental characters aad their F_1 manifestation.

Characters		*O. minuta*	*O. latifolia*	F_1 hybrid
Awn	length	long	long	very long
	density	dense	dense	dense
	colour	green*	green*	green*
Spikelet	size	small	slightly larger	slightly larger
	colour of the tip	colourless*	colourless*	colourless*
	colour of the flower glumes	green*	green*	green*
	deciduousness	deciduous	deciduous	deciduous
Stigma	habit of exposure	exposed	exposed	exposed
	colour	dark purple	dark purple	dark purple
Anther colour		light yellow	brownish yellow	brownish yellow
Leaf	shape of ligules	short	short	short
	colour of ligules	colourless	colourless	colourless
	length of the terminal leaf-blade	short	slightly longer	short
	width of the terminal leaf-blade	narrow	wide	wide
	colour of the leaf-blade	green	green	green
	colour of the junction	colourless	colourless	colourless
	colour of the leaf-sheath	purple streaked	purple streaked	purple streaked
Stem	thickness	thin	thick	thick
	colour of the internode	green	green	green
	colour of the node	colourless	colourless	purple trace
Plant habit		procumbent	procumbent	procumbent
Panicle habit		spreading	spreading	spreading
Height of the plant		low	high	high
Length of the ear		short	long	long

Note: * purple brown in maturity.

TABLE III. Some measurements on parents and hybrids.

	Height of plant cm.	Length of culm cm.	Length of panicle cm.	Thickness of culm mm.	Terminal leaf-blade Length cm.	Terminal leaf-blade Width cm.	Length of spikelet mm.	Width of spikelet mm.	Length of awn mm.
O. minuta	79.9	67.5	12.4	2.5	11.2	1.1	4.6	1.8	12.7
O. latifolia	115.0	91.2	23.8	3.2	18.2	2.0	5.7	2.0	11.4
minuta×*latifolia*	128.1	105.0	23.2	3.7	12.3	1.6	5.4	1.9	25.0
latifolia×*minuta*	105.3	81.0	21.3	3.3	12.2	1.7	—	—	—



Fig. 1.

Fig. 1. F_1–81, *O. minuta* × *O. latifolia*.

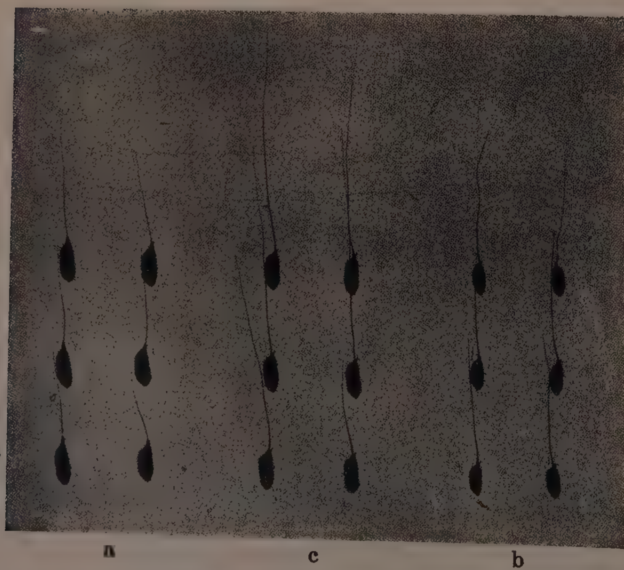


Fig. 2.

Fig. 2. Comparison of the spikelets. a. *O. latifolia*; b. *O. minuta*; c. F_1 hybrid.

and narrower than those of *O. latifolia,* and the terminal leaf-blades of the hybrids approximate *minuta*'s in length and *latifolia*'s in width. The spikelets of *O. latifolia* are larger than those of *O. minuta,* the former's character being partially dominant in the hybrids. The hybrid spikelets produce conspicuously long awns, which are nearly as long as the sum of the lengths of awns of the parental species (Fig. 2). The yellowish brown colour of *latifolia*'s anther is proved to be dominant to the light yellow anther colour of *minuta.*

Fertility of F_1 plants

In 1936, the fertility was examined on the plants grown under the short day conditions. One plant ($l \times m$) produced 5 well developed panicles, and out of 867 spikelets set on those 18 gave well developed grains, the fertility calculated being 2.07%. The other plant ($m \times l$) produced 8 good panicles, and the fertility was calculated in the same manner as 0.51%. In the next year, three clonal individuals for each hybrid were grown under the short day condition. Though they also shot the ears early in September, they could not give any grains at all.

Cytological observations

The microsporogenesis was studied chiefly on the materials fixed in 1936 and 1939. Differing from the pollen mother-cells of other inter-specific *Oryza* hybrids, those of the present hybrids stained well only occasionally with iron-alum haematoxylin.

Observations on somatic chromosomes

As has been expected from the parental chromosome numbers, the root-tip cells of the hybrids contain 48 rod-shaped chromosomes. Fig. 3



Fig. 3.

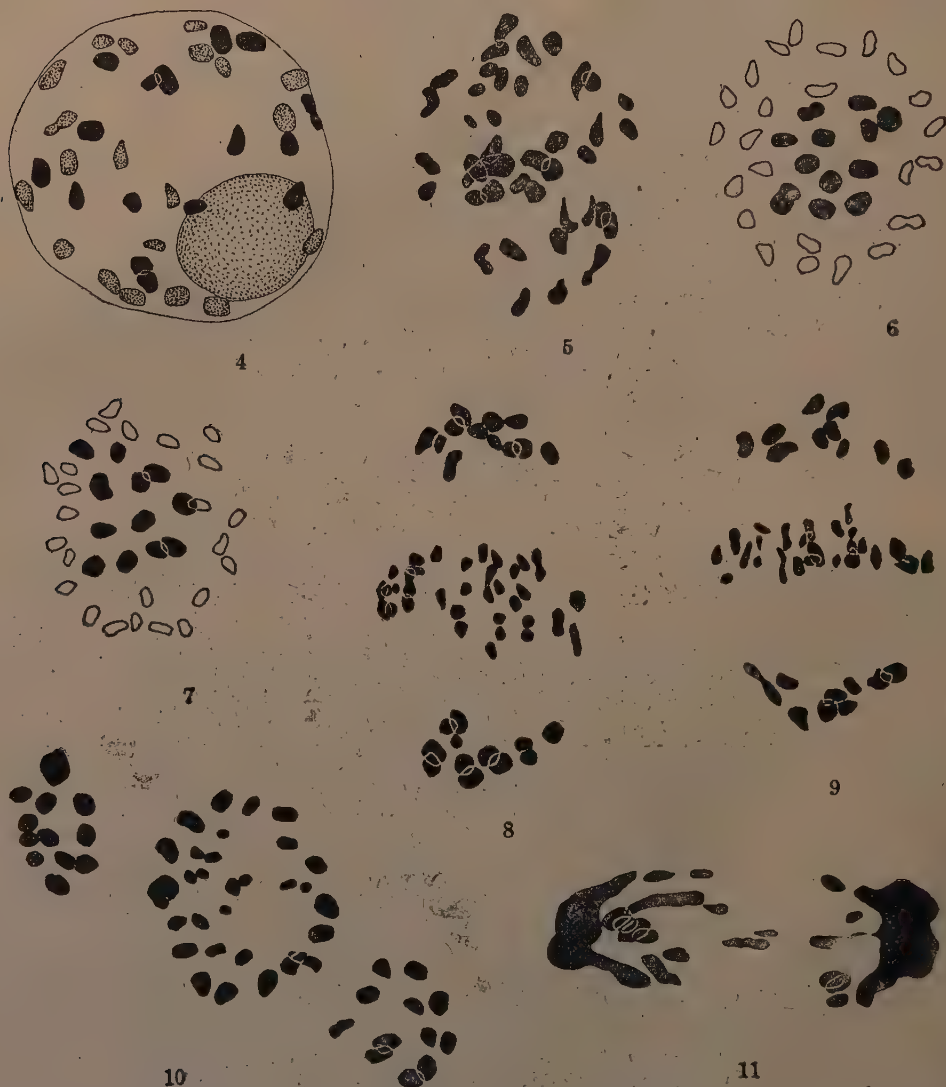
Fig. 3. Abnormal large metaphasic plate with about 87 chromosomes.

represents an abnormal large metaphasic plate which is found by chance. This plate contains about 87 chromosomes. The mechanism of such in-complete somatic doubling of chromosomes, however, is not investigated.

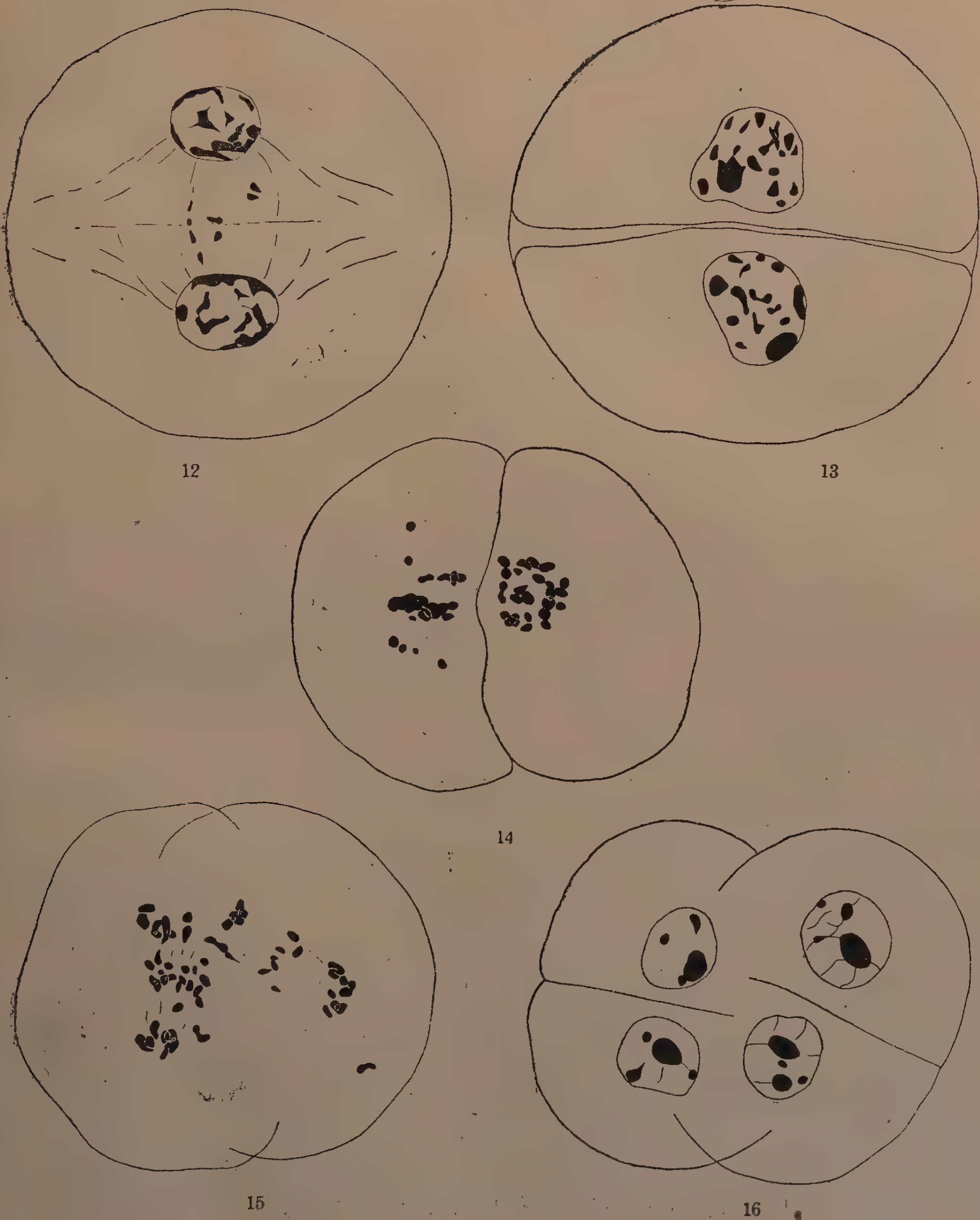
Observations on microsporogenesis

The archesporial tissue develops normally, and the microsporogenesis following is carried through very smoothly after the *Drosera* scheme.

Heterotypic division: The synaptic nucleus contains one or two nucleoli and a mass of indefinable chromatic threads. In diakinesis,



Figs. 4–11. Meiosis in the hybrid betwaen *O. minuta* and *O. latifolia*. ×4,000. Fig. 4 shows 36 chromosomes in diakinesis. Fig. 5 shows third contraction for bivalent only. Figs. 6 and 7 are the polar views of metaphase showing the relative position of 12_{II} and 24_{I}. Figs. 8 and 9 are the side views of early anaphase. Fig. 10, an oblique view of early anaphase showing the ring position of univalents on the equator. Fig. 11 is a side view of late anaphase.



Figs. 12–16. Meiosis in the hybrid between *O. minuta* and *O. latifolia*. ×2,400. Fig. 12 shows heterotypic telophase. Fig. 13 represents the nuclei in interkinesis. Fig. 14 shows homotypic metaphase. Fig. 15 shows homotypic anaphase. Fig. 16 shows tetrad formation.

however, there are found usually only one large nucleolus together with 36 chromosomes. It is impossible in this stage to discriminate exactly the bivalent chromosomes from the univalent ones (Fig. 4). Fig. 5 shows a stage corresponding to the third contraction, in which only the bivalent chromosomes are converging in the center of the nucleus. This is the first difference noticed in the behaviours of univalents and bivalents, and it seems, to the author, to be a very important process to carry through the following type of division. In the full metaphase, the bivalent chromosomes, 12 in number, arrange themselves regularly on the equatorial plate, and most of the 24 univalents come by this time to or closely to the equator surrounding the group of bivalents (Figs. 6 and 7). Next, the bivalents disjoin, and the halves of those move to the poles, leaving the univalents still on the equator. In Figs. 8–10, disjoined halves of bivalents are found near the poles, while the univalents left in the equatorial regions are now going to split. The split halves of univalents often fail to reach the poles (Figs. 11 and 12).

Homotypic division: As is usually the case for *Oryza*, close observations on the homotypic division are very difficult to be made. Figs. 14 and 15, however, will serve to show the general appearances of the homotypic metaphase and anaphase.

Accompanying with the nuclear divisions above described, cell divisions are carried out very regularly (Figs. 12–16). Very high sterility of the pollen is effected during the growth of the microspores thus produced.

Conclusion

Though *O. minuta* Presl., which is found only in Asia, differs markedly by the size of the plant from *O. latifolia* Desv., which is endemic to Central and South America, the both species are placed under the same section of *Oryza*, namely section *Sativa* Rochev., chiefly on account of their flowering glumes with distinctly crosswise intersecting rows of small tubercles and linear or linear-lanceolate empty glumes (8). The two species, however, possess twice as many chromosomes as *O. sativa* L., the representative of the section, has, and differ from that species by some common and noteworthy characters such as shortness of ligules and the terminal leaf-blades. The phylogenic relation of these three species has already been discussed shortly by the author from the cytogenetical point of view (4).

It is evident from the foregoing investigations and those described in the previous reports, that the hybrid between *O. minuta* and *O. latifolia* is obtainable in either way of their reciprocal matings, while the hybrid between any one of those two species and *O. sativa* is

achievable only when the latter species is taken as the maternal parent (5, 6). In spite of this advantage in crossing, the cross ability between *O. minuta* and *O. latifolia*, represented by the percentage of germinable seeds produced to the total pollinated flowers, was in average only 14.6. This percentage was clearly higher than the corresponding percentage for the mating, *sativa* × *minuta*, but it was apparently the same as that for *sativa* × *latifolia*. The fertility of the present hybrid was apparently lower than the fertility of the hybrid, *sativa* × *minuta*, but some individuals of the hybrid, *sativa* × *latifolia*, showed still lower fertilities.

The archesporial tissue of the hybrid between *minuta* and *latifolia* developed normally producing pollen mother-cells of normal appearances, while in that tissue of the hybrids, *sativa* × *minuta* and *sativa* × *latifolia*, cell degeneration or abnormal nuclear and cell division characteristic to each hybrid was noticed frequently. The most interesting difference of the present hybrid and others, however, was found in the procedures of the meiotic divisions. In the heterotypic division, the hybrid between *minuta* and *latifolia* showed strong chromosomal affinity making constantly 12 bivalents, the rest 24 chromosomes being left as univalents, while in the hybrids, *sativa* × *minuta* and *sativa* × *latifolia*, only a few bivalents were met with occasionally indicating the weakness of the affinity of chromosomes. These facts strongly suggest that allosyndesis is the only possible way of bivalent formation in the hybrid between *minuta* and *latifolia*. Thus it is concluded that the chromosome complex of *O. minuta* and *O. latifolia*, is composed respectively of two dissimilar chromosomal sets with 12 componental chromosomes, and that one set in *O. minuta* is quite similar to a set in *O. latifolia*, the remaining one set of each species being dissimilar to each other.

In *Oryza*, the number of chromosomes has been, up to date, determined for a dozen of species, but no other reduced chromosome numbers than 12 and 24 has ever been encountered (1). The genus *Oryza* seems to have been composed of a number of dissimilar fundamental chromosomal sets, each with 12 componental chromosomes and of perfect organization to exist as such. *O. sativa* and *O. officinalis*, for instance, are made up respectively with only one fundamental set, while *O. minuta* and *O. latifolia* are respectively composed of two fundamental sets. The author calls the species with one fundamental set as elemental species, and those with more than one set as compound ones. The fundamental set here mentioned corresponds to the genom proposed by Winkler (9), and the latter term was also used by the author in his previous reports. On the other hand, it has been endeavoured by some workers to analyse the fundamental chromosomal set or genom above mentioned again into two sets which are denominated by them as genoms. By those workers

the elemental species, so called by the author, is taken as a digenomic one, and *O. sativa* L., for instance, is called a tetraploid. Though it is brimming with interest, the experimental basis of the latter hypothesis seems, to the author, to be not satisfactory.

According to the author's hypothesis that the chromosomal set of *O. sativa* is dissimilar to either one of those two sets composing *O. minuta* or *O. latifolia*, and that *O. minuta* and *O. latifolia* contain one fundamental set in common, the other set of each species being dissimilar each other, four kinds of fundamental sets or genoms become necessary to form those three species concerned. Now representing those four kinds of sets or genoms respectively by A, B, C and D, the constitution of those three species may be formulated as follows;

O. sativa L.	A A
O. minuta Presl.	B B, C C
O. latifolia Desv.	C C, D D

Here the author calls attention once more to the facts that *O. minuta* resembles *O. latifolia* closely in such important characters as the shape of ligules and the terminal leaf-blade, and that the archesporial tissue of the hybrid between *minuta* and *latifolia* develops very normally, contrary to the poor development of that tissue in the hybrid between either one of those species and *O. sativa*. The species containing B, C or D set above mentioned singly is not yet identified. *O. officinalis* Wall., another species containing only one chromosomal set, is generally supposed as a very close relative of *O. sativa*. The species, however, has very short ligules like those of *O. latifolia*, and it is very difficult to be hybridized with *O. sativa*. Actually, after all his efforts, the author could not succeed yet in making any true hybrid. Ramanujam (7), who had fortunately succeeded in raising that hybrid reported that, no bivalent formation occurred at all in its microsporogenesis. After all the hesitation of that author, the set of *O. officinalis* seems to differ from that of *O. sativa*, and it may, some day, be identified as one of those three sets B, C and D.

Summary

1. Since 1935, the author has been engaged in cytogenetical studies of the interspecific hybrid between *O. minuta* and *O. latifolia*, and the present report was devoted to presenting the results hitherto obtained.

2. The hybridization between *O. minuta* and *O. latifolia* was successful in either way of their reciprocal matings, and 529 flowers pollinated artificially gave, in total, 77 germinable F_1 seeds.

3. The F_1 hybrid resembled *O. latifolia* closely in the length and thickness of culms and in the length of ears, and the shape of the terminal leaf-blade and the size of the spikelets were rather intermediate. The awn of the F_1 spikelet was so long as the sum of the parental awn lengths.

4. The F_1 plants were highly sterile, and the fertility calculated in 1936 was only 2.07 and 0.51 percent.

5. The archesporial tissue of the hybrid developed normally, and the meiotic divisions were carried through smoothly, producing in the heterotypic division 12 bivalents and 24 univalents. Taking into account all the cytological results obtained by the author on *Oryza*, it was concluded that, one chromosomal set in *O. minuta* is similar to a set in *O. latifolia*, the other set of each species being different each other.

6. The genomic constitution of *O. sativa* L., *O minuta* Presl., and *O. latifolia* Desv. were represented respectively by AA, BBCC and CCDD.

PLANT BREEDING LABORATORY
KYUSHU IMPERIAL UNIVERSITY

Literature cited

1. JONES, J. W. and LONGLEY, A. E., 1941. Sterility and aberrant chromosome numbers in Calcro and other varieties of rice. Journ. Agr. Res. **62**:381–399.
2. MORINAGA, T., 1937. On the microsporogenesis of the various interspecific hybrids of *Oryza* (a preliminary note in Japanese). Japan. Journ. Genet. **12**:245.
3. ——— and Aoki, M., 1938. Interspecific hybrids in *Oryza* (in Japanese). Agric. and Hortic. **13**:1993–2005.
4. ———, 1939. Cytogenetics on *Oryza* (in Japanese). Botany and Zoology **7**:197–201.
5. ———, 1940. Cytogenetical studies on *Oryza sativa* L. IV. The cytogenetics of F_1 hybrid of *O. sativa* L. and *O. minuta* Presl. Japan. Journ. Bot. **11**:1–16.
6. ———, 1941. Cytogenetical studies on *Oryza sativa* L. V. The cytogenetics of F_1 hybrid of *O. sativa* L. and *O. latifolia* Desv. Japan. Journ. Bot. **11**:461–478.
7. RAMANUJAM, S., 1937. Cytological studies in the *Oryzeae*. III. Cytogenetical behaviour of an interspecific hybrid in *Oryza*. Journ. Genet. **35**:223–258.
8. ROSCHEVICZ, R. J., 1931. A contribution to the knowledge of rice. Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant-Breed. **27**:1–133.
9. WINKLER, v. H., 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreiche. Jena.

Die Bedeutung der Mykorrhiza für das Pflanzenleben

Von Tôichi ASAI

(Mitteilung aus dem botanischen Laboratorium der Fünften Höheren Schule zu Kumamoto).

Mit Tafel II-III, 17 Textfiguren und 6 Tabellen

(Eingegangen am 12. Oktober 1942).

Einleitung

Bisher ist die Mykorrhiza lange Jahre hindurch unter den Forschern als ein sehr interessantes Problem angesehen worden. Die Tatsache ihres ziemlich häufigen Vorkommens in der Natur war schon vor fünfzig Jahren von FRANK, SCHLICHT und STAHL bemerkt worden(1); allerdings handelte es sich mehr um eine Vermutung, die sich auf die fragmentarische Beobachtung in nicht weitem Kreis gründete, und der Ausdruck Mykorrhizapflanzen wird noch heute nur in beschränktem Sinne gebraucht. Die Allgemeinheit der Mykorrhiza ist aber die wichtige Grundlage der Beweisführung zur Bestimmung ihrer Bedeutung.

Vor einigen Jahren haben wir nach neuer Methode für die Sammlung und Prüfung der Mykorrhizen eingehende Beobachtungen mit etwa 300 Arten von 159 Familien über die ganzen Samenpflanzen angestellt, ferner mit 90 Arten von 55 Gattungen von Gramineen, über deren Familie bezüglich der Mykorrhiza bisher nicht viel bekannt war.(2) Die Landpflanzen, bei denen die Mykorrhiza nicht zu finden war, sind nur selten vorgekommen, ohne Unterschied des Standorts mit einem einzigen Ausnahmefall von Wasserleben. Somit bin ich zu der Ansicht gelangt, dass alle Landpflanzen im allgemeinen Mykorrhizapflanzen sind und, verschieden von dem Parasitismus, die Mykorrhiza in näherer Beziehung zur

---

(1) FRANK, B. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. deut. Bot. Ges. **3**, 128–145, 1885. SCHLICHT, A., Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen. Landwirtsch. Jahrb. **18**, 478–506, 1889. STAHL, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 1900.

(2) ASAI, T., Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japan. Journ. Bot. **7**, 107–150, 1934.

systematischen Stellung der Wirtspflanzen steht, überdies das vollkommene Mykorrhizagebild besonders an den Pflanzen der höheren Stellung entwickelt ist, ihre Vereinigungsgeschichte deshalb wahrscheinlich aus sehr alter Zeit herkommen dürfte. Ferner dehnt die Mykorhiza sich einige Wochen nach der Keimung über das ganze Wurzelsystem des Pflänzchens aus und der Wurzelpilz pflegt in der Wurzelhaarzone vorzukommen, ohne den Vegetationspunkt im geringsten zu verletzen; ausserdem wird der abgelebte Teil des Myceliums spurlos verdaut und abgesaugt, wenn er sich von der Wurzelhaarzone entfernt. Diese Erscheinung kann nicht weiter dem Zufall zugeschrieben werden. Um es kurz zu sagen, da unsere Kenntnis bezüglich der Allgemeinheit und auch Bedeutung der Mykorrhiza nur erst stückweise und teilweise geblieben ist, trotz einer langen Untersuchungsgeschichte vieler Forscher, kann man daraus keinen richtigen Begriff gewinnen. Wir sind uns in Wahrheit fast nicht bewusst, was für eine wichtige Rolle die Mykorrhiza physiologisch und ökologisch für das Pflanzenleben spielt, und wenn sie eine Beziehung zu der Abstammung der höheren Pflanzen haben sollte, so ist das ja eine Erscheinung, welche in der Pflanzenlehre nicht übergangen werden sollte.

Um durch Experiment nun festzustellen, ob die Allgemeinheit des Mykorrhizagebildes zutrifft, liess ich die Mykorrhiza an den Pflänzchen über ein möglichst grosses Gebiet der höheren Pflanzen sich bilden, welche in systematischer Stellung von einander verschieden sind. Die Mykorrhizaerscheinung ist keine zufällige, sondern es muss die sehr enge Beziehung zwischen der systematischen Stellung des Wirtes und dem Wurzelpilz ins Klare gesetzt werden. Und es muss auch bestätigt werden, dass das Mykorrhizagebild die günstige Lage für den Wurzelpilz hat und es gleichzeitig nicht nur in Verbindung mit der Ernährung des Wirtes unmitterbar, sondern auch mit der Wachstumsregulierung seiner Wurzel steht. Hier möchte ich die wahre Bedeutung der Mykorrhiza für das Pflanzenleben durch die genannten Grundlagen sicherstellen und hinzufügen, dass die Mykorrhiza auch in Beziehung zu der Abstammung der höheren Pflanzen steht.

Zum Schlusse spreche ich meinem Assistenten, Herrn M. YAMASHIRO, für seine wertvolle Hilfe meinen herzlichen Dank aus. Ich danke auch für die freundliche Unterstützung dieser meiner Arbeit durch das Unterrichtsministerium zur Anregung wissenschaftlicher Forschung.

Einige synthetische Versuche bei den Grasmykorrhizen

Nach meiner mehrjährigen Erfahrung sind die Krautgewächse, vor allem einjährige, zum synthetischen Versuch der Mykorrhiza als zweckdienlich anzunehmen, weil ihre Wachstumsgeschwindigkeit in kurzer

Frist auf die Pflänzchen den beträchtlichen Einfluss der Mykorrhiza hervorbringt. Es ist mir schwer begreiflich, aus welchem Grund bisher nur einige gleiche besondere Holzgewächse für diese Forschungen ausgewählt werden sollen, die mir nicht immer zweckmässig zu sein scheinen, indem man achtlos darüber ist, ob die Mykorrhizapflanzen ziemlich weit in der Natur verbreitet seien. Wenn auch bei dem Holzgewächs wie der Kiefer wohl viel die praktische Bedeutung über der theoretischen liegt, so ist diese Mykorrhiza aber ektotroph, und die ektotrophe Mykorrhiza selbst beschränkt sich im Ganzen nur auf einen engeren Sinn. In Bezug auf Ericaceen handelt es sich auch um eine besondere Mykorrhiza, und das Wachstum des Wirtes geht ganz langsam, also können wir nur auf kurze Kulturdauer die bedeutende Abweichung von der nicht infizierten Kontrolle verstehen. Wenn die Züchtungsmethode dabei nicht geeignet ist, dürfte selbst ein genaues Ergebnis nicht mit Recht aufgenommen werden. Bei sehr verschiedenen Gramineen, wo, abgesehen von Bambussen(1), die Mykorrhiza bisher fast nicht bekannt war, haben wir die gewöhnliche endotrophe Mykorrhiza gefunden und zuerst den synthetischen Versuch mit einigen Gräsern angefangen.(2)

Einst habe ich eine *Fusarium*-Art aus der Mykorrhiza von *Spinifex equarrosus* isoliert, welcher an der Küste einer Ryukyu-Insel gesammelt wurde, auch danach verschiedene Fusarien aus den Grasmykorrhizen in dieser Gegend gewonnen. Zur Isolierung schnitten wir eine dünne Wurzel von 1–2 cm Länge von der Spitze ab und bestimmten das Vorkommen der lebhaften Mycelien in den Rindenzellen mikroskopisch. Danach wurden die Wurzelstücke gut gereinigt, 10–15 Minuten lang mit Sublimatlösung desinfiziert und wieder in 2–3 mm kleine Teile in sterilisiertem Wasser geteilt; dann wurde jedes Stückchen in ein vorbereitetes Kulturgefäss getan. Als Kulturlösung wurde gewöhnlich 0,3–0,5 proz. Glukose-, Mannit- oder Asparaginlösung verwandt und bei 25°C aufgestellt. Im günstigen Falle konnten wir schon etwa nach einer Woche den Wurzelpilz auf dem Ausschnitt gewahren und ihn auf dem festen Boden daraus rein züchten. Diese Methode gelang uns in den Monaten Mai und Juni am besten, im Verhältnis etwa zu 5–10 Proz., und es erregte meine Aufmerksamkeit, dass insbesondere *Fusarium* sich unter diesen isolierten Wurzelpilzen auszeichnete. Ich habe schon mitgeteilt, dass ein Teil der Mykorrhizapilze zu *Fusarium* gehört; um jene Zeit isolierte NEUMANN auch einen solchen Pilz aus der Mykorrhiza von *Gentiana Walujewi*.(3)

(1) SHIBATA, K., Beiträge zur Wachstumsgeschichte der Bambusgewächse. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. **13**, S. 450, 1900.

(2) Als das Verhältnis des Wurzelpilzes auf die Gramineen klar gemacht wurde, habe ich später allerdings erkannt, dass die Grasmykorrhiza nicht immer im besten Falle zweckmässig für derartigen synthetischen Versuch zu sein scheint.

(3) NEUMANN, G., Über die Mykorrhiza in der Gattung *Gentiana*. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, **89**, 433–458, 1934.

Bisher sind Fusarien als Krankheitserreger der verschiedenen Pflanzen und Bodenpilze wohl bekannt, aber ein Teil ihrer zahlreichen Arten mag vielleicht auch in den Mykorrhizagebilden ziemlich weit in der Pflanzenwelt verbreitet sein, und man kann sich unschwer vorstellen, dass viele der Mykorrhizapilze die parasitische Natur behalten haben, um in lebenden Zellen der Wurzel leicht einzudringen. Wir haben einige dieser Arten von *Fusarium* für die synthetischen Versuche der Grasmykorrhiza verwandt.

Wenn Quarzsand in dem Glasgefäss mit einer Nährlösung gut befeuchtet und sterilisiert wird und man darauf die mit Sublimat desinfizierten Samen von *Panicum, Pennisetum* und *Setaria* sät(1), keimen sie in einigen Tagen. Hierauf wurde der rein gezüchtete Wurzelpilz geimpft, und nach 3–4 Wochen haben wir das Mykorrhizagebild durch Abschneiden der Pflänzchenwurzel beobachtet. Ich habe etwa zehn Arten von *Fusarium* aus den Grasmykorrhizien der verschiedenen Pflänzchen geimpft, in vielen Fällen kam es aber nicht zur Bildung der Mykorrhiza. Als *Panicum* nach der Impfung zu 8–10 cm in dem Gefäss gewachsen war, drangen die Wurzelpilze aus *Panicum* und *Setaria* in die Rinde tief ein, wovon besonders Mycelien aus *Pennisetum* in den Zellen sehr ähnlich dem Gebild von Natur waren. Bei *Pennisetum* kam der Wurzelpilz aus demselben Gras in gleicher Weise in den Rindenzellen vor und infizierte

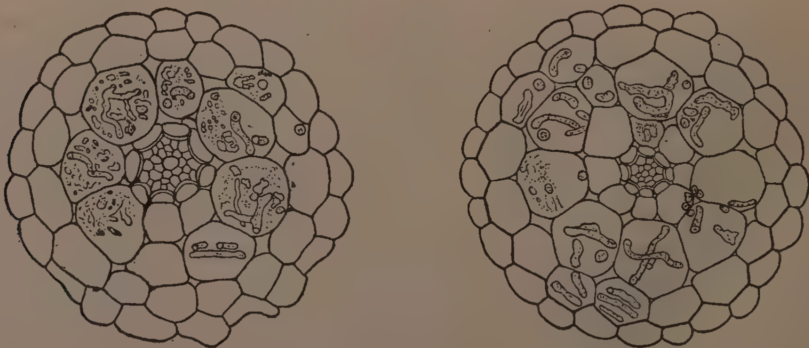


Fig. 1. Die synthetischen Mykorrhizagebilde an der Pflänzchenwurzel, links das Gebild von *Setaria* durch das aus *Setaria* isolierte *Fusarium*, rechts das Gebild von *Pennisetum* durch Keimerde. Vergr. 350.

auch *Fusarium* aus *Panicum*. An den Pflänzchen von *Setaria* war *Fusarium* aus *Setaria* oder *Panicum* von Erfolg. Schliesslich war der synthetische Versuch der Mykorrhiza in dem sterilisierten Gefäss nicht immer unmöglich, wenn der angepasste Mykorrhizapilz genommen wurde;

(1) Zum Versuch wurden einige wildwachsenden Gramineen, vor allem *Panicum Crus Galli* var. *genuina*, *Pennisetum purpurascens* und *Setaria viridis* var. *purpurascens* vorgezogen.

allerdings kommt das Mykorrhizagebild wie in der Natur nur selten vor. Für die Pflanzen ist das Leben im Gefäss so weit von der Naturbeschaffenheit verschieden, dass sie darin nicht normal auswachsen können; überdies wird ihr Wachstum öfters durch den gedeihenden Pilz stark gehemmt. Durch diese Methode können wir also nur teilweise eine Beziehung zwischen dem isolierten Wurzelpilz und der Wirtspflanze erforschen, doch ist die Bestätigung bis zum Einfluss auf den Wirt schwer.

Ferner habe ich einen Teil von reingezüchteter Pilzdecke dem mit Gartenerde gefüllten Blumentopf hinzugefügt, welcher vorher durch hoch gedrückten Dampf peinlichst sterilisiert worden war, und einige unverpilzte Keimlinge darin verpflanzt, die 5–6 cm lang auf dem abgetöten Topfboden gewachsen sind. In diesem Falle wurden zwei Kontrollen angesetzt, für eine von denen die Pflänzchen in den sterilisierten Topfboden versetzt und für die andere 5–10 g Gartenerde als Keimerde bei der Umpflanzung in den abgetöteten Boden eingemengt wurden; alle Pflänzchen wurden nur mit Leitungswasser gezüchtet, ohne zu düngen. Die Keimlinge von *Panicum, Pennisetum* und *Setaria* wurden am ersten Juni mit der rein gezüchteten Pilzdecke der isolierten Wurzelpilze versetzt und am Anfang August deren Ergebnisse zur Beobachtung gebracht. Am sterilisierten Boden wurde das Mykorrhizagebild bei den Pflänzchen gar nicht gefunden und zugleich ihr Wachstum stark gehemmt; dagegen hatten sie in den Blumentöpfen mit Keimerde in allen Fällen die vollkommenen Mykorrhizen erhalten und sind immer auf normale Weise sehr gut gediehen.



Fig. 2. Pflänzchen von *Pennisetum purpurescens*, links auf dem steril. Boden, rechts auf demjenigen mit Keimerde.

Nach dem vorerwähnten Ergebnis wird, wenn der geeignete Mykorrhizapilz einem Pflänzchen von Gramineen bei der Umpflanzung im abgetöteten Topf eingeimpft wird, die Infizierung dadurch möglich. Aber das Mykorrhizagebild ist nicht so vollkommen wie das in der Natur gefundene und das Wachstum des Wirtes wird nicht immer merklich gefördert. Dagegen können wir das Pflänzchen dadurch zu dem Mykorrhizazustand führen, dass nur wenig Keimerde anstatt des isolierten Pilzes dem abgetöteten Boden zugesetzt wird. Durch das Infektionsergebnis, welches auf das Pflänzchenwachstum merklich einwirkt, wird der Einfluss der Mykorrhiza mittelbar bekannt (vgl. Fig. 1, 2).

Natürlich können wir aus einzelnen Resultaten keinen Schluss ziehen. Aber es dürfte zweifellos irgend ein frisches Licht auf die Lösung des Mykorrhizaproblems werfen, dass die Pflänzchen welche unter der gleichen Bedingung gezüchtet werden, nur durch das Vorkommen des Mykorrhizagebildes solchen bedeutenden Unterschied auf das Wachstum zeigen.

Ich möchte die Meinung vertreten, dass das Vorkommen der Mykorrhizaerreger auf die Fadenpilze in dem Boden beschränkt ist. Unsere wiederholt ausgeführten Versuche in den letzten einigen Jahre haben uns darüber belehrt, dass der Wurzelpilz kaum durch die Luft oder durch Leitungswasser auf die Wurzel übertragen wird, ausser dem Boden. Bei den auf dem peinlich sterilisierten Boden gewachsenen Pflänzchen haben wir immer keine Grasmykorrhiza gefunden. Wenn man aber dazu wenig Keimerde fügt, bildet das Pflänzchen nach einigen Wochen die Mykorrhiza über das ganze Wurzelsystem und zeigt eine merkliche Entwicklung in Vergleich zu der unverpilzten Kontrolle. Um den Einfluss der Mykorrhiza auf das Pflänzchen zu bestätigen, ist der synthetische Versuch mit dem isolierten Mykorrhizapilz nicht immer nötig, und da die Reinkultur der Pflänzchen im Glasgefäss zu sehr von dem Naturzustand verschieden ist, wird solches Pflanzenleben vielmehr von anderen Ursachen ausser der Mykorrhiza beherrscht; also ist das nicht die geeignete Untersuchungsmethode, um den richtigen Einfluss der Mykorrhiza zu erforschen.

Eine Methode für die Mykorrhizenbildung

Aus Sorge vor Infektionskeimen sind peinlich sterilisierte Glasgefässe bisher für den synthetischen Versuch der Mykorrhiza benützt worden und trat ein besonderes Gefäss wie der Doppelkolben von MELIN auf.[1] Als Züchtungsboden ist in vielen Fällen ein fester Boden der bekannten Zusammensetzung genommen worden, manchmal auch die Sandkultur. Mit Ausnahme besonderer Pflänzchen wie Orchidaceen ist der feste Boden für die Züchtung der Pflänzchen mit den Wurzeln nicht tauglich, und bei mehrere Monate lang dauernder Kultur in diesem naturwidrigen Gefäss, selbst bei Sandkultur, geht die normale Entwicklung der Pflänzchen nicht nach Wunsch. Wenn sie auch die Mykorrhiza an den Wurzeln gebildet haben, ist es begreiflich, dass man von ihrem genügenden Wachstum unter solchen Umständen nicht sprechen kann; also ist, das Resultat dieser Züchtung auf den Einfluss des Mykorrhizagebildes zu beziehen, nicht die vernünftige Ansicht.

MITCHELL hat neuerdings eine Erfahrung über die Kiefermykorrhiza in dem freien Versuchsgarten gemacht und machte darauf auf-

(1) MELIN, E., Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Jena 1925.

merksam, dass die ektotrophe Mykorrhiza bedeutend auf das Wachstum der Pflänzchen wirkt, der Erfolg allerdings im fruchtbaren Boden ausbleibt.[1] Durch unsre hundertfachen Erfahrungen seit einigen Jahren ist es uns gelungen festzustellen, dass die Wurzelpilze, die sich an der Mykorrhizabildung eng beteiligen, nur auf die besonderen Bodenpilze beschränkt sind, ohne von der Infektion aus der Luft und dem Leitungswasser zur Bewässerung zu stammen. CHRISTOPH[2] hielt schon dafür, dass der Mykorrhizapilz von *Calluna* von einem der Bodenpilze herkommt und auch GORDON[3] betonte, dass an den Wurzeln der Pflänzchen von *Rhododendron*, welche auf dem abgetöteten Züchtungsboden getrieben haben, keine Mykorrhiza gefunden wird.

Wir füllten einen unglasierten Blumentopf (Dia. 15 cm) mit Züchtungserde, welche aus durch ein Sieb (4 mm) gereinigter Gartenerde und Sand, im Verhältnis von 5 zu 3 gut gemengt, bereitet wurde. Dann wurde der Topf im Autoklav bei zwei Atmosphären Überdruck 50 Minuten lang peinlich sterilisiert. Vor der Saat wurden die Samen einige Stunden lang in gekochtes Wasser getaucht. Dann wurden die gequellten Samen mit 0.1 proz. Sublimatlösung 10–15 Minuten lang sterilisiert, nachdem in einmal gekochtem Wasser gewaschen, dann dünn in den abgetöteten Blumentopf gesät. Der Topf wurde in den vorbereiteten, desinfizierten Kasten gesetzt; als Kulturkasten benützte ich einen Treibkasten (7.2 m lang, 2.4 m breit) mit Unterlage, um darauf die Töpfe zu stellen, welche in einer Höhe von 50 cm auf den Boden gesetzt und auf allen Innenseiten mit Sublimatlösung vor dem Versuch desinfiziert wurden.

In dem Stadium, wo das erste Blatt an dem Sämling zu bemerken war, wurden sie der Umpflanzung unterzogen. Je einige Keimlinge in dem gleichen Entwicklungsstadium wurden in zwei Blumentöpfe eingesetzt, wovon einem 5–10 g Gartenerde als Keimerde zur Erregung der Mykorrhizabildung bei der Umpflanzung hinzugesetzt werden musste und der andere als Kontrolle diente. Es ist nicht immer nötig, die Keimerde aus dem Standort derselben Pflanzen zu gewinnen, sondern irgend welche aus dem Garten oder Feld dient auch unsrem Zweck. Ich habe diese Kulturkästen in zwei Reihen, für Töpfe mit Keimerde und nur Kontrollen, getrennt. In der Beleuchtungszeit wurden ihre Glasdeckel etwas aufgemacht und in der Brennzeit die Kulturräume mit Rollvorhängen

(1) MITCHELL, H. L., FINN, R. F., and ROSENDAHL, R. O. The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. Black Rock Forest, 1, 58–73, 1937.

(2) CHRISTOPH, H., Untersuchungen über die mykotrophen Verhältnisse der Ericales und die Keimung von Pirolaceen. Beih. Bot. Centrbl. 38, Heft 2. 115–157, 1921.

(3) GORDON, H. D. Mycorrhiza in *Rhododendron*. Ann. Bot. New Series 1, 593–613, 1937.

beschattet. Alle Töpfe wurden täglich nur mit Leitungswasser gegen Austrocknung bewässert, doch gar nicht gedüngt. Wenn die Keimlinge nach etwa einer Woche neues Leben bekommen hatten, wurden sie bis auf einige im gleichen Stadium ausgezogen und weiter nach drei Wochen ein oder zwei Keimlinge in jedem Blumentopf für die zweite Zuchtwahl übrig gelassen. Das Mykorrhizagebild trat gewöhnlich zwei oder drei Wochen nach der Umpflanzung auf, aber sein Einfluss, welcher aus dem Pflänzchenwachstum begreiflich wird, kam wenigstens noch drei Wochen später. So wurde die Züchtung im Kasten drei oder vier Monate lang weiter fortgeführt, bis ein Unterschied von der Kontrolle in der Entwicklung der Pflänzchen merklich wurde; dann kam der Versuch zum Ende.

Die gezüchteten Pflänzchen wurden aus dem Topf vollständig entnommen und zuerst von aussen beobachtet. Wir bestätigten das Mykorrhizagebild in den dünnen Wurzeln mit den freihändig geschnittenen Stückchen, und prüften dann die Verbreitung und das Lebensverhältnis der Mycelien in der Wurzelrinde, ferner den Entwicklungszustand der Mykorrhiza über das ganze Wurzelsystem. Schliesslich wurden alle Pflänzchen in zwei ober- und unterirdische Teile getrennt, nach Vertrocknung gewogen, um die Wachstumsstufe des verpilzten Pflänzchens mit seiner Kontrolle quantitativ zu vergleichen. Um das Mykorrhizagebild in der Wurzelrinde zu beobachten, haben wir in allen Fällen die dünne Wurzel freihändig geschnitten, ohne eine Maschine zu gebrauchen; um die kleinen Stückchen der so dünnen Wurzel in 0.1–0.3 mm Durchmesser freihändig abzuschneiden, ist freilich eine gewisse Fertigkeit erforderlich. Aber es bleibt vielleicht nichts andres übrig, als dieses Verfahren zu wählen, um den Mykorrhizapilz in den Wurzelzellen am Leben zu beobachten und in einer kurzen, bestimmten Zeit viele Materialien zu behandeln.

Für eine sehr schwer umzupflanzende Anzahl wurden einige in dem Topf gekeimte Keimlinge in dem gleichen Wachstumsstadium auf den Züchtungsversuch verlegt, und wenn der Samen besonders reichliche Nährstoffe in dem Nährgewebe oder den Keimblättern abgelagert hatte, haben wir dieselben Teile beseitigt, wenn nach der Umpflanzung die Pflänzchen bewurzelt waren, um den Einfluss der Mykorrhiza, sobald wie möglich, eintreten zu lassen. Bei der Züchtung der Leguminosen-Pflänzchen habe ich stets zwei verschiedene Kontrollen angenommen: ausser dem gewöhnlichen abgetöteten Topf wurde noch ein anderer angewandt, in welchem man nach der Umpflanzung den passenden Knöllchenerreger, in Reinkultur infiziert, liess. Zur Bewässerung pflegte ich mit vorher gekochtem Leitungswasser zu begiessen, und diese Blumentöpfe wurden in zwei anderen, bestimmten Kulturkästen getrennt untergebracht.

Der Einfluss der sterilisierten Erde auf das Wachstum des Pflänzchens

Wird die teilweise Sterilisation durch Erhitzung oder andere Verfahren bei der Erde bewirkt, so lässt sie das mikrobiologische Verhältnis erneuern und die Erzeugungsmenge von Ammoniak und Salpetersäure sich in dem Boden vermehren; das ist schon bisher von vielen Forschern bewiesen.[1] Ich weiss auch aus eigener Erfahrung, dass das Rösten der Erde oder das gänzliche Abtöten mit hoch gedrücktem Dampf wirklich die Fruchtbarkeit für das Pflänzchenwachstum erhöht, weit mehr als das durch die rohe Erde geschieht.

TABELLE I Pflänzchen auf dem sterilisierten Boden mit Keimerde und dem nicht sterilisierten Boden.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Phytolacca decandra 6. Juni, 63 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	427	482	909	7.8	10	ohne (mykorrhizalose Pflanze)
		303	382	685	6.8	8	”
	aus nicht steril. Boden	112	171	283	3.2	9	ohne
		109	153	262	2.8	9	”
Oryza sativa (Bergreis) 6. Juni, 44 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	346	141	487	58.0*	8	mit
		332	108	440	63.0	8	”
		313	127	440	62.0	8	”
	aus nicht steril. Boden	162	113	275	40.0*	5	”
		151	123	274	40.0	5	”
		146	88	234	43.0	5	”
Morus bombycis 6. Juni, 55 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	106	48	154	9.8	10	mit
		58	16	74	5.5	6	”
		27	8	35	3.2	5	”
	aus nicht steril. Boden	62	31	93	5.0	8	”
		54	31	85	4.8	8	”
		50	24	74	4.8	7	”
Capsicum annuum 6. Juni, 55 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	60	37	97	11.2	8	mit
		28	21	49	7.8	5	”
		3	10	13	3.8	1	ohne
	aus nicht steril. Boden	106	55	161	13.0	9	mit
		75	38	113	12.2	10	”
		67	40	107	11.8	9	”

(1) RUSSELL, E. J. and HUTCHINSON, H. B. J. Agric. Sci. **3**, 111, 1909. RITTER, G. A., Zbl. Bakt. II, **33**, 116, 1912. BUDDIN, W., J. Agric. Sci. **6**, 452, 1914. WAKSMAN, S. A. and STARKEY, R. L., Soil Sci. **16**, 247, 1923. STEENKAMP, J. L., Soil Sci. **25**, 163, 239, 327, 1928. RUSSELL, E. J., Soil condition and plant growth. London, 1937.

Die mit Sand gemischte Gartenerde wurde in zwei Blumentöpfe eingefüllt, von denen ich einen unverändert als Kontrolle liess, während ich den anderen im Autoklav sorgfältig abtötete. Einige Keimlinge im sterilisierten Kulturtopf, welche 2–3 cm aus dem Boden gewachsen waren, wurden in die gennanten zwei verschiedenen Töpfe umgepflanzt, und in diesem sterilisierten Topf wurde eine geringe Menge, 5–10 g, Gartenerde bei der Umpflanzung hinzugefügt. Alle in den Kulturkasten gesetzten Topfpflänzchen wurden immer nur mit Leitungswasser gezogen, ohne zu düngen. Nach drei Wochen wurden die bewurzelten Sämlinge bis auf zwei oder drei in der gleichen Wachstumsstufe ausgezogen und die Kultur weiter fortgesetzt (vgl. Tab. I).



1



2

Fig. 3. Pflänzchenwachstum an dem steril. und nicht steril. Blumentopf. 1. Pflänzchen von *Morus bombycis*, links auf steril. Boden mit Keimerde, rechts auf nicht steril. Boden. 2. Pflänzchen von *Phytolacca decandra*, links auf steril. Boden mit Keimerde, rechts auf nicht steril. Boden.

Für die mykorrhizalosen Pflanzen, welche eigentlich nicht in Gemeinschaft mit dem Wurzelpilz leben, wie *Phytolacca decandra*, ist die

Keimerde vielmehr geneigt die Entwicklung der Pflänzchen zu hemmen. Zwei Monate nach der Umpflanzung kam es zu einem klaren Unterschied zwischen den Pflänzchen der beiden Töpfe. Ihr Wachstum im sterilisierten Boden hatte einen beträchtlichen Fortschritt gemacht, und das Pflänzchen wurde nicht nur an den oberirdischen Teilen, sondern auch an der Hauptwurzel sehr dick, im Vergleich zur Kontrolle im rohen Topfboden. Während je zwei Pflänzchen in jedem Topf auf eine so gleiche Stufe gewachsen waren, dass kein merklicher Unterschied voneinander gefunden wurde, betrug das Trockengewicht des ganzen Pflänzchens durchschnittlich 797 mg für 273 mg der Kontrolle; also ist das Pflänzchen aus dem sterilisierten Boden etwa dreifach so viel an Trockengewicht wie das aus dem rohen. Fügt man in diesem Falle dem sterilisierten Topfboden keine Menge von Gartenerde zu, so wird das Entwicklungsverhältnis des Pflänzchens im Gegenteil viel besser als dasjenige aus dem zugefügten Boden. Somit wäre die Wirkung der Mikroben in der Erde auf diese mykorrhizalosen Pflanzen vielmehr schädlich. Der Nährwert des Bodens selbst verbessert sich ausgezeichnet durch die Sterilisation, und für die Entwicklung dieser Pflänzchen ist die vollständige Abtötung des Bodens viel wirksamer als die teilweise.

Bei *Oryza sativa*, einer auf dem Feld gezüchteten Rasse, wurden die in nicht sterilisierter Erde gewachsenen Pflänzchen auch etwas leblos, schwach und ein wenig gelblich; im Vergleich dazu entwickelten alle drei Pflänzchen im sterilisierten Topf sich aber weit erfolgreicher. Wir haben an allen diesen Pflänzchen das Mykorrhizagebild gefunden, doch hat es sich nicht immer über das ganze Wurzelsystem erstreckt, besonders in der abgetöteten Erde. Es darf aus den Ergebnissen meiner Untersuchung nicht gefolgert werden, dass die Beziehung zwischen Gramineen und Wurzelpilzen unentbehrlich ist wie bei der vollkommenen Mykorrhiza, und ich halte sie für ein mykotrophes Verhältnis noch nicht für vollendet. Das obengezeigte Ergebnis von *Oryza* soll auch nicht als einen grossen Unterschied von *Phytolacca* machend angesehen werden.

Da *Morus bombycis* ferner eine richtige Mykorrhizapflanze ist, waren bei allen drei Pflänzchen aus nicht sterilisierter Erde eines Topfs nach einem Monat die Mykorrhizen an den Wurzeln vollständig und wuchsen miteinander gleichlaufend auf; dagegen entwickelte ein Pflänzchen sich gleich wie die Kontrolle im sterilisierten Topf, jedoch war das Wachstum des zweiten viel besser als jenes, und dasjenige des dritten weiter zurück als beide. Das Wachstum der Pflänzchen im nicht sterilisierten Topf war danach nur langsam vonstatten gegangen, und als noch ein Monat verlaufen war, blieb das Nachwachsen ihrer Stämmchen nur von 3 mm bis 5 mm und sie vergilbten ein wenig, ohne Leben. Anderseits entwickelten sich zwei Pflänzchen im sterilisierten Topf stark und lebendig und erreichten eine Länge von je 35 mm und 15 mm, doch andere nur

2 mm. Die Trockenernte dieses am besten gediehenen Pflänzchens betrug am Ende des Versuchs 154 mg für 93 mg desselben im nicht sterilisierten Topf. Die Ergebnisse dieses Versuchs lassen uns wissen, dass sowohl an Fruchtbarkeit die sterilisierte Erde die nicht sterilisierte weit übertrifft, da das Mykorrhizagebild auch mit dem Wachstum des Pflänzchens in sehr engem Zusammenhang steht. Da die Wurzelpilze in dem sterilisierten Topf mit zugefügter roher Erde nicht so dicht und gleich sind, sondern zerstreut wie in dem nicht sterilisierten, gehen selbst in einem Topf alle Pflänzchen an Schnelligkeit und Grad der Mykorrhizabildung auseinander. Folglich veranlasst es den merklichen Unterschied in der Entwicklung unter den Pflänzchen eines Versuchstopfs. Eine ähnliche Tatsache wurde an dem einjährigen Kraut wie *Capsinum annuum* noch

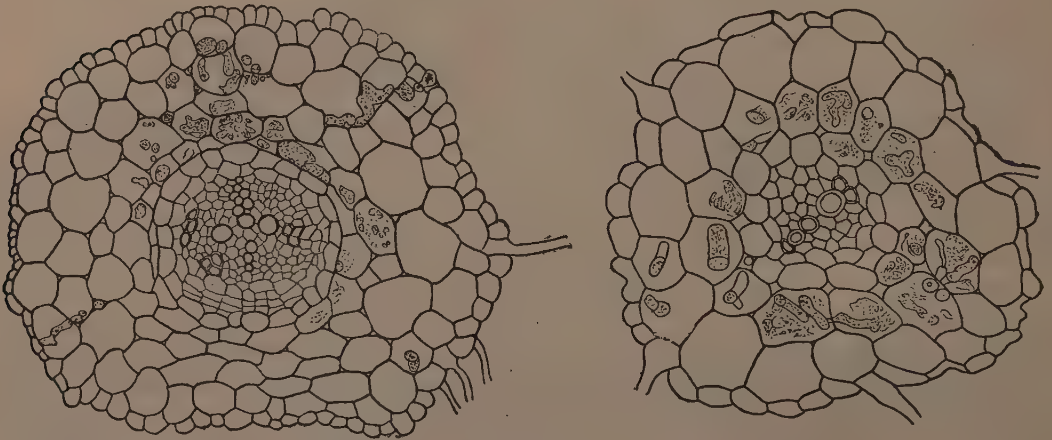


Fig. 4. Mykorrhizagebilde der Pflänzchen von *Morus bombycis* und *Capsicum annuum*, welche auf dem steril. Boden mit Keimerde gezüchtet wurden. Links Querschnitt einer dünnen Wurzel von *Morus*, rechts der von *Capsicum*.

deutlicher bemerkt als bei *Morus*, welcher schon in enger Beziehung zu dem Wurzelpilz steht; und in diesem Falle ist die Mykorrhiza unbedingt unentbehrlich zum Wachstum des Pflänzchens. Trotzdem alle drei Pflänzchen, welche auf den nicht sterilisierten Boden umgesetzt wurden, sich gleich wie gewöhnlich und in einem Monat nach der Umpflanzung in einer Länge von 9–10 cm auf dem Boden entwickelten, ging das gut entwickelt Pflänzchen in dem sterilisierten Topf nicht über 7 cm und das schlechte betrug nur 2.5 cm, was von der Wachstumsstufe in der Zeit der Umpflanzung nicht zu viel abweicht. Dann wuchsen in zwei Monaten alle bis zu 12–13 cm Länge, hatten 127 mg an durchschnittlichem Trockengewicht und wurden wenig gelblich und schwach; aber anderseits gelangte ein wohl entwickeltes Pflänzchen im sterilisierten Topf über 11 cm Länge und 97 mg Trockengewicht und war sehr stark, lebendig

und dunkelgrün im Vergleich mit dem nicht sterilisierten, als erst die Mykorrhiza über die ganzen Wurzeln verbreitet war. Aber das Wachstum dieser Pflänzchen ist auch nach zwei Monaten noch ganz ungleich auseinander geblieben, und an dem kleinsten Pflänzchen mit 13 mg Trockengewicht habe ich kein Mykorrhizagebild gefunden. Solcher Unterschied des Wachstums hat zweifellos seinen Grund weder in der Bodenbeschaffenheit noch dem Pflänzchen selbst, sondern in dem Mykorrhizagebild. Es ist eine wertvolle Erkenntnis nicht nur für den Züchtungsversuch, sondern auch für die praktische Züchtung der Pflänzchen, dass sowohl die peinliche Sterilisation als auch teilweise die Erde für die Entwicklung des Pflänzchens in hohem Masse fruchtbar macht.

Das allgemeine Vorkommen der Mykorrhiza und ihr Einfluss auf das Pflänzchenwachstum

Die Mykorrhizen an den Pflänzchen der verschiedenen Landpflanzen nach Belieben bilden zu lassen, ist ein neuer Versuch für ihre Untersuchung: nämlich um die Allgemeinheit der Mykorrhiza experimentell festzustellen, das Verhältnis zwischen der systematischen Stellung der Wirtspflanze und dem Wurzelpilz eingehend zu erforschen und ferner den Einfluss des Mykorrhizagebildes auf die Wirtspflanzen zu erklären. Die Dikotylen sind in der Tat eine sehr wechselvolle grosse Pflanzengruppe in der Systematik, welche überhaupt gut entwickelte Wurzeln tragen, zur Anpassung an das Landleben, und auf einem höchst umfangreichen Bezirk der Erde in verschiedenen Lebensformen verbreitet sind. Zur Erforschung der abstammenden Entwicklung der Mykorrhizaerscheinung im Pflanzenreich ist die genannte Gruppe auch am geeignetsten. Unser Versuchsgebiet ist weiter bis auf einige Gymnospermen und Monokotylen erweitert worden; ich habe dadurch das allgemeine Vorkommen der Mykorrhiza unter den Landpflanzen zu bestätigen versucht und es gelang mir, mehrere interessante Resultate zu erzielen, um diese Erscheinung richtig zu erklären. Um die Züchtung leicht zu gestalten, wurden solche Samen von wildwachsenden Pflanzen verwendet, die in der Nähe gesammelt werden konnten und auch zum Teil Nutz- sowie Zierpflanzen zu demselben Zweck besorgt, deren Zahl sich im Ganzen bis auf 90 Arten und 65 Familien erstreckte (vgl. Tab. III).

Es ist für die Pteridophyten schon wohl bekannt, dass einige besondere knöllchenartige Prothallien in Gemeinschaft mit dem Wurzelpilz leben. Wie ich früher mitgeteilt habe, tragen die Farnpflanzen bei dem Sporophyt auch in der Regel die endotrophe Mykorrhiza, mit Ausnahme von denen im Wasserleben; ich möchte hier hinzufügen, dass

solches Gebild an der Wurzel von *Equisetum* auch nicht bemerkt worden ist, wie uns darüber schon STAHL belehrt hatte.[1]

Nun, mit einigen Ausnahmen von *Pinus* und *Picea*[2], finden wir bei den Gymnospermen überhaupt die endotrophe Mykorrhiza an ihren dünnen Wurzeln und in keinem Falle habe ich bei ihnen das Fehlen der Mykorrhiza erfahren. Das Pflänzchen von *Ginkgo biloba* mit reichlichem Nährgewebe im Samen hat die Neigung, im abgetöteten Boden mit Keimerde die Mykorrhiza schwer zu bilden, auch wenn man nach Umpflanzung früh dieses Nährgewebe beseitigt. Die Entwicklung des Pflänzchens wird aber ohne Mykorrhiza nicht gehindert, und solche Tatsache habe ich zuweilen noch an verschiedenen Mykorrhizapflanzen gesehen, z. B. *Nandina domestica, Prunus serrulata, Eriobotrya japonica, Rhamnella franguloides, Thea sinensis* und *Diospyros Kaki.* In diesen Fällen hat die Vereinigung mit den Wurzelpilzen wahrscheinlich sich etwas später zugetragen. *Podocarpus macrophylla* trägt auch derartige Samen, ein Fadenpilz[3] kommt allerdings in den Wurzelknöllchen des Pflänzchens vor. Nach Verlauf von fünf Monaten von der Umpflanzung an hatten wir aber noch keine Abweichung zwischen seinem verpilzten und nicht verpilzten Pflänzchen gefunden; dass erstere hat die Knöllchen mit Mycelien erfüllt, welche die Wurzeln dicht besetzen, und das letztere trägt sie etwas dünn. Natürlich wird das Mycel darin gar nicht bemerkt; deshalb ist die Herkunft dieser Knöllchen dabei nicht immer durch den Pilzerreger verursacht. So erscheint nach zwei Jahren die Wirkung der Mykorrhiza auf das Pflänzchenwachstum noch nicht beträchtlich, verschieden von dem Resultat, welches NOBBE und HILTNER berichten.[4] Die reichlich gespeicherten Nährstoffe im Samen hindern die Mykorrhiza stark, sich an den Pflänzchen auszubilden und, obwohl sie die Mykorrhiza erhalten haben, dürfte ihr Einfluss eine Zeitlang bis zur gänzlichen Aufsaugung dieser Stoffe nicht auftreten.

Wenn man dem Kiefer-Keimling, *Pinus Thunbergii,* im abgetöteten Blumentopf Keimerde beigibt, erhält er stets die ektotrophe Mykorrhiza. Der Keimling, welcher Ende Juni verpflanzt wurde, brachte nach einem Monat schon eine Abweichung im Wachstum von der Kontrolle auf sterilisiertem Boden. Dieser Abstand wurde durch Vermehrung der Kurztriebe immer beträchtlicher, und nach fünf Monaten zeigte das Trockengewicht des Pflänzchens 325 mg für 202 mg der Kontrolle. *Chamaecyparis obtusa* und *Cryptomeria japonica* sind bei uns das wichtige

---

(1) STAHL, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 1900.

(2) MELIN, E., Über die Mykorrhizapilze von *Pinus silvestris* und *Picea Abies.* Svensk Bot. Tidskr., **15**, 1921.

(3) SHIBATA, K., Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhiza. Jahrb. f. wiss. Bot. **37**, 643, 1902.

(4) NOBBE, F., u. HILTNER, L., Versuchsstat. **51**, 241, 1899.



Fig. 5. Pflänzchen von *Podocarpus macrophylla*, 133 Tage nach Umpflanzung. Rechts auf dem steril. Boden, links auf dem mit Keimerde.

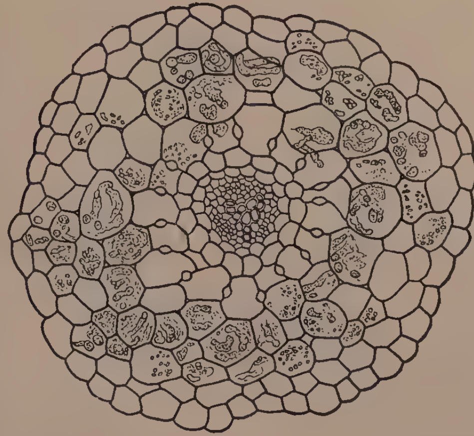


Fig. 6. Die durch Keimerde ausgebildete Mykorrhiza an dem Pflänzchen von *Cryptomeria japonica* auf dem steril. Boden. Vergr. 175.

Holzmaterial für Gebäude. Diese Pflänzchen bilden die endotrophe Mykorrhiza in dem sterilisierten Boden mit weniger Keimerde aus und rufen auf das Wachstum auch einen klaren Unterschied von der unverpilzten Kontrolle hervor; insbesondere bei *Cryptomeria* ist das Trockengewichtsverhältnis zur Kontrolle nach fünf Monaten 519 mg zu 121 mg (vgl. Taf. II, 1). Für die Entwicklung dieser Keimlinge ist der Mykorrhizapilz unentbehrlich; wenn sie die Mykorrhiza nicht erhalten, wird ihr Wachstum stark gehemmt und setzt fast aus.

Der zu den Piperalen gehörende *Chloranthus glabera* hat die niedrigste Stellung unter den hier angenommenen Beispielen von den Dikotylen. Trotzdem Endomycelien in seiner Wurzelrinde im Verlauf von zwei Monaten in der grösseren Hälfte aufgelöst waren, wurde an den Pflänzchen aus dem Topf mit weniger Keimerde keine ansehnliche Verschiedenheit von der Kontrolle hervorgerufen, und keine auffallende Beeinflussung des Wurzelpilzes auf die Wirtspflanze wurde bemerkt. Obgleich an dem Pflänzchen von *Juglans Sieboldiana* die endotrophe Mykorrhiza über das ganze Wurzelsystem vorgekommen ist, blieb aber die Abweichung des Trockengewichts nur 85 mg bei 1674 mg der Kontrolle. Es dürfte einen anderen Grund haben, dass das Nährgewebe im Samen sehr reichlich abgelagert ist, worauf die Rede wieder kommt. Während die Mykorrhizabildung für diese niederen Gruppen vollständig vor sich geht, bringt sie keinen bedeutenden Einfluss auf das Wachstum der Pflänzchen; deshalb mag diese Erscheinung dabei leicht so aufgefasst

werden, als ob sie ein harmloses parasitisches Leben wäre. Aber man könnte diese Vereinigung für eine unreife Lage von nicht Vollkommen zu Vollkommen in der Abstammung der Mykorrhizaerscheinung halten.

Die ektotrophe Mykorrhiza ist von früher her als an vielen zu den Fagalen gehörigen Arten, besonders in dem humusreichen Wald wachsend wohl bekannt. Die Pflänzchen von *Corylus heterophylla* und *Quercus glauca* bilden die Mykorrhiza durch wenig zugefügte Erde im sterilisierten Boden leicht, und den Einfluss auf das Pflänzchenwachstum können wir viel deutlicher als bei der Kiefer erkennen. Die ektotrophe Mykorrhiza kommt nur auf einige miteinander nahe verwandten Familien, nämlich Salicaceen, Betulaceen und Fagaceen beschränkt vor; ausserdem ist davon bei den Dikotylen nicht viel bekannt, mit einigen Ausnahmen wie *Monotropa*. Eben so wie bei der endotrophen Mykorrhiza sind die dünnen Wurzeln ihrer Pflänzchen in einer Zeit nach der Keimung immer mit den Mycelien umsponnen, also sollten wir auch diese Erscheinung nicht für eine Zufälligkeit ansehen.

An Ulmaceen und Moraceen unter den Urticalen habe ich die endotrophe Mykorrhiza gesehen; wie gewöhnlich, vor allem bei *Morus bombycis*, hat das in untrennbarer Beziehung zu dem Wachstum seines Pflänzchens gestanden; dagegen wachsen alle zu den Urticaceen gehörigen,

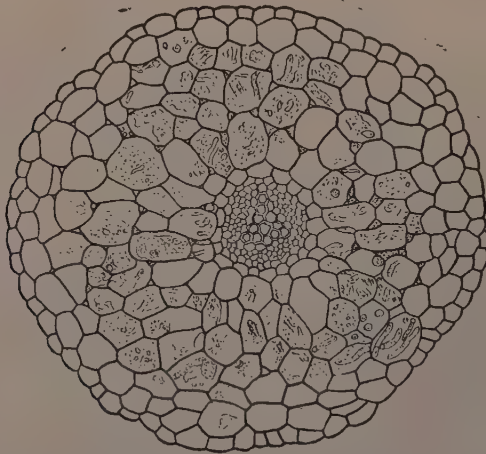


Fig. 7. Aufgelöste Mycelien in der Pflänzchenwurzel von *Cinnamomum Camphora*, 125 Tage nach Umpflanzung. Vergr. 160.

wie *Boehmeria japonica* und *Urtica Thunbergiana* lebhaft auf, ohne Mykorrhiza zu bilden. Zwei grosse Gruppen, die in der systematischen Stellung als nächste kommen, Polygonalen und Centrospermen, sind unter die vollkommen mykorrhizalosen Pflanzen eingeschlossen, an denen der Wurzelpilz keine wichtige Rolle für das Pflanzenleben spielt. Ich benützte zu dem Kulturversuch die folgenden Arten, *Polygonum nodosum*,

Chenopodium album, Spinacia oleracea, Phytolacca decandra, Silene Armeria und *S. pendula;* in keinem Falle gelang es mir, die Mykorrhiza zu entwickeln, und diese Ergebnisse stimmen mit meiner früheren Beobachtung in der Natur gut überein. Die obige Tatsache ist hier auch bestätigt, dass wenige dem sterilisierten Boden hinzugefügte Keimerde das Pflänzchenwachstum nicht immer günstig beeinflusst.

Ausser den Nymphaeaceen sind die Ranalen auch eine Gruppe, welche überhaupt die endotrophe Mykorrhiza erhält, wie *Aquilegia vulgaris.* Bei *Cinnamomum Camphora* ist der Einfluss des Mykorrhizagebildes auf das Pflänzchenwachstum schon ganz klar nach seinem Aussehen selbst, und das Trockenverhältnis der Pflänzchen zeigte nach vier Monaten der Züchtungsdauer 2340 mg für 784 mg der Kontrolle (vgl. Taf. II, 2). Bei zur Prüfung besorgten *Argemone hispida* und *Papaver Rhoeas* von den Rhoeadalen wurde der Wurzelpilz in der dünnen Wurzel stets gefunden; Hinzufügen von weniger Keimerde in den abgetöteten Boden war für ihre Entwicklung erfolgreich. Aber ich habe an *Brassica campestris* und *Matthiola incana* hier wieder bestätigt, dass bei Cruciferen immer die Mykorrhiza gefehlt hat.[1]

Alle Dikotylen, welche in höhere Gruppen als die Rosalen in der systematischen Stellung fallen, sind im allgemeinen vollkommene Mykorrhizapflanzen, und ihr Mykorrhizagebild hat besondere Bedeutung für das Pflanzenwachstum. An einem Kraut, *Agrimonia japonica,* wird das Wachstum der pilzfreien Kontrolle stark gehemmt, im Vergleich zu dem des lebhaften Pflänzchens mit Mykorrhiza (vgl. Taf. II, 3). *Eriobotrya japonica* und *Prunus serrulata,* diese Holzgewächse, haben aber in den Keimblättern den reichlichen Nährstoff gespeichert und bilden die Mykorrhiza nicht leicht aus, obwohl es in der Natur für erwachsene Bäume möglich ist. Dann bringen nicht nur die Züchtungsergebnisse der mykorrhizalosen Pflanzen, sondern auch diese Tatsache dafür einen Beweis, dass die Beherrschung des Wachstums der Pflänzchen nichts anderes als das Mykorrhizagebild ist, wenn Keimerde im abgetöteten Boden hinzugefügt wird.

Die Mykorrhiza von Leguminosen liefert mir ein sehr anziehendes Problem, und der Mykorrhizapilz erregt natürlich das Pflänzchenwachstum solcher Arten, an deren Wurzeln ein Bakterienknöllchen in dieser Gegend nicht gefunden wird, wie *Mimosa pudica.* Aber ich habe vielmehr an den Pflanzen mit den Knöllchen Interesse genommen und die Züchtungsversuche an einigen Arten, vor allem *Astragalus sinensis* und *Ornithopus sativus,* beständig wiederholt. Mit Rücksicht auf die Infektion der Knöllchenbakterien aus Keimerde habe ich dabei zwei Kontrollen vorbereitet; bei einer wurde das Pflänzchen in dem sterilisier-

(1) STAHL, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 1900.

ten Blumentopf benutzt und bei der andern dazu die vorher rein gezüchtete geeignete Bakterie geimpft, und dieselbe Knöllchenbakterie wurde auch dem Topf mit Keimerde hinzugefügt. Um für die Infizierung Vorsorge zu tragen, wurde dann bei der Bewässerung immer einmal gekochtes Wasser gebraucht. Die Pflänzchen in dem Topf mit Keimerde von *Ornithopus* entwickelten einige Wochen nach Verpflanzung sich schon etwas besser als beide Kontrollen und bildeten nach etwa drei Monaten über das ganze Wurzelsystem Mykorrhizen und gleichzeitig viele Knöllchen. Ihr Trockengewicht betrug durchschnittlich 180 mg für nur 21 mg der Kontrolle, welcher rein gezüchtete Knöllchenbakterien geimpft



Fig. 8. Pflänzchen von *Ornithopus sativus*, 94 Tage nach Umpflanzung. Von rechts das Pflänzchen auf dem steril. Boden, auf dem steril. Boden Knöllchenbakterien geimpft, auf dem steril. Boden mit Keimerde Bakterien geimpft.

worden sind; so verkümmern die Pflänzchen auf dem abgetöteten Boden, und selbst an den infizierten Pflänzchen mit Knöllchenbakterien geht die Ausbildung der Wurzelknöllchen nicht mit Erfolg vor sich und ihr Wachstum ist nicht anders wie bei den nicht infizierten. Nicht *Ornithopus* allein sondern auch einige anderen Leguminosen zeigten ein ähnliches Ergebnis. Um es kurz zu sagen, ist das Wurzelknöllchen von Leguminosen für das Pflänzchenwachstum nicht immer so nötig wie die Mykorrhiza, jedoch kann die Mykorrhiza für sein normales Leben häufig nicht entbehrt werden. Bekommt das Pflänzchen fürs erste die Mykorrhiza nicht, so kommen die Wurzelknöllchen zur genügenden Entwicklung; also können wir ihren Einfluss auf das Pflänzchenwachstum erwarten, ohne das Mykorrhizagebild. Ich möchte hier beifügen, dass die eingehende Untersuchung über dieses interessante Gebiet der Mykorrhizafrage binnen kurzem im Ganzen von mir bekannt gegeben wird.

Danach habe ich dasselbe Verfahren an *Geranium nepalense* (vgl. Taf. II, 4), *Linum usitatissimum* (Taf. II, 5), *Fagara schinifolia, Ruta chalepensis, Melia Azedarach* (Taf. II, 6) und *Acalypha australis*, welche unter die Geraniaen fallen, angewendet. In allen diesen Fällen geschah die Wirkung der Mykorrhizabildung auf erstaunliche Weise, vor allem konnte *Melia* sie für das Pflänzchenwachstum nicht entbehren und die Entwicklung des unverpilzten Pflänzchens kam allmählich in Verfall, um schliesslich aufzuhören. Zu den Sapindalen gehörende Arten *Rhus sylvestris, Celastrus articulatus* (vgl. Taf. III, 1), *Acer palmatum* und *Kaelreuteria paniculata,* brachten auch eine auffallende Abweichung von der Kontrolle auf das Wachstum hervor. Zum Beispiel war das Trockengewichtsverhältnis der Pflänzchen 471 mg zu 53 mg bei *Rhus* und 469 mg zu 133 mg bei *Celastrus.* Bei den Pflänzchen von *Rhamnella franguloides* in dem Topf mit Keimerde wurde kein klarer Unterschied von dem auf abgetötetem Boden im Verlauf von über drei Monaten nach dem Aussehen gefunden und Mykorrhizen an den Wurzeln haben völlig gefehlt; jedoch wurde das Mykorrhizagebild an *Ampelopsis heterophylla* und *Cissus japonica,* welche zu denselben Rhamnalen gehören, beobachtet, und eine klare Abweichung trat zwischen beiden Versuchspflänzchen ersichtlich zu Tage. Als Beispiel von Malvalen habe ich einen Strauch, *Hibiscus mutabilis,* genommen. Am Anfang des ersten Monats war das Wachstum der verpilzten Pflänzchen nicht anders als das der unverpilzten, danach, im Verlauf des Vereinigungslebens, wuchsen sie sich aber schnell aus. Man kann durch das Trockengewichtsverhältnis der Pflänzchen leicht erkennen, dass der Pilzeinfluss für ihr Wachstum unentbehrlich ist.

Die Pflänzchen von *Thea sinensis* bilden die Mykorrhiza durch zugefügte Keimerde öfters nicht aus und rufen keinen bedeutenden Unterschied von der Kontrolle hervor, auch wenn ihre fleischigen Keimblätter sofort beseitigt werden, wenn die Wurzeln der versetzten Keimlinge getrieben haben. Aber die Wirkung des Mykorrhizapilzes war auf *Viola mandshurica* unter denselben Parietalen stark[1], und ein Merkmal wurde am anatomischen Bau gefunden, welchen wir allerdings an den dünnen Wurzeln der Gramineen häufig gesehen haben. Eine äusserste Schicht, welche der Endodermis der Wurzelrinde benachbart ist, wird besonders durch grosse Zellen gebildet, die mit Mycelien gefüllt sind. Sie dürfte durch die Erregung des bewohnenden Pilzes sekundär dick werden, ebenso wie wir es an den epidermalen Zellen der Ericaceen oder Pirolaceen zu sehen pflegen. *Oenothera Lamarckiana* von den Myrtifloren hat so innige Beziehung zu dem Mykorrhizapilz, dass seine Anwesenheit zur Entwicklung nicht entbehrt werden kann (vgl. Taf. III, 2). *Aralia elata* und

(1) ZABLOCKA, MME. W., Untersuchungen über die Mykorrhiza bei der Gattung *Viola.* Bull. Intern. Acad. Polon Sc. et Lett. Sér. B, 93–101, 1936.

Fatsia japonica, welche die Umbellifloren vertreten, bilden Mykorrhizen aus, deren Einfluss auf ihr Pflänzenwachstum fast unentbehrlich ist. An zwei Arten von Umbelliferen und einer von Cornaceen, *Cornus controversa*, hatte ich auch ein ähnliches Ergebnis.

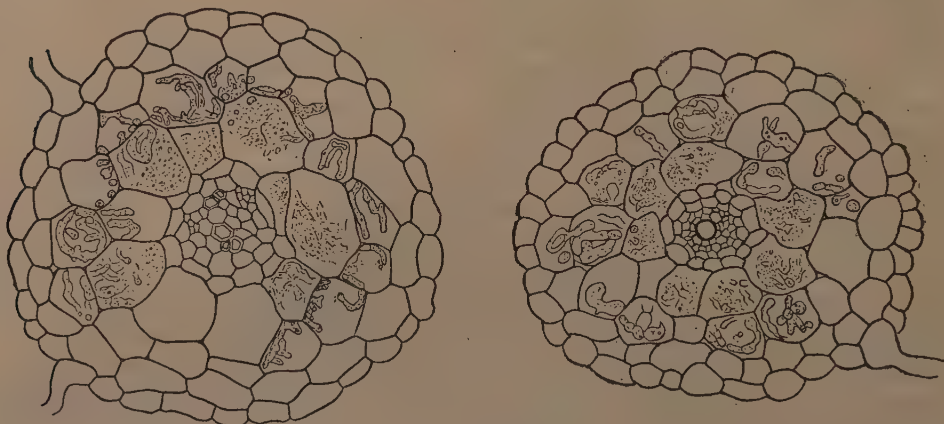


Fig. 9. Die Wurzelrinde mit Mykorrhizapilzen. Links die Mykorrhiza an dem Pflänzchen von *Viola mandshurica*, rechts die von *Belamcanda chinensis*. Vergr. 220 u. 150.

Unter den Ericalen sind uns solche Pflanzen mit der gewöhnlichen endotrophen Mykorrhiza wie *Clethra barbinervis* welche von dem Wurzelpilz in dem Rindengewebe tief bewohnt wird, nur selten bekannt; ausserdem treten die chlorophyllosen Pflanzen mit der ektotrophen Mykorrhiza wie *Monotropa* ausnahmsweise auf; allerdings ist ihre Beziehung zu dem Pilz für das Leben ganz besonderer Art.(1) Ich habe früher über die Entwicklung der *Pirola*-Mykorrhiza eigehend berichtet.(2) Ihr Wurzelpilz entwickelt sich immer nur in den epidermalen Zellen abnormal, wohnt und dringt nicht tiefer in die Wurzelrinde ein; bei Ericaceen ist die ähnliche Struktur im allgemeinen das Merkmal ihrer Mykorrhiza und kommt nur auf sehr dünne Wurzel beschränkt vor. Der Streit über die Bedeutung der Mykorrhiza von Ericaceen wird schon dreissig Jahre hindurch fortgesetzt, ohne Bestätigung, und in letzter Zeit halten einige Forscher sie für einen harmlosen Parasiten(3); doch bin ich der Ansicht, dass diese Mykorrhiza auch keine andere Bedeutung als die gewöhnliche

(1) Francke, H. L., Beiträge zur Kenntnis der Mykorrhiza von *Monotropa hypopitys* L. Flora, **129**, 1, 1934.

(2) Asai, T., Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japan. Journ. Bot., **7**, 107–150, 1934.

(3) Freisleben, R., Über experimentelle Mykorrhizabildung bei Ericaceen. Ber. deut. bot. Gesell., **51**, 351–356, 1933; Zur Frage der Mykotrophie in der Gattung *Vaccinium* L. Jahrb. wiss. Bot. **80**, 421–456, 1934; Weitere Untersuchungen über die

endotrophe hat. Nach meiner Erfahrung bei *Vaccinium bracteatum* hörte das Wachstum des unverpilzten Pflänzchens etwa drei Monate nach Umpflanzung mit 2.2 cm auf dem Boden auf, während es an dem verpilzten bis zu 6.6 cm ging und das Trockengewicht von beiden stand im Verhältnis von 55 mg zu 12 mg. Die Pilzeinwirkung auf das Pflänzchenwachstum ist aber noch erkennbar, obgleich man es so bedeutend wie an anderen Krautgewächsen nicht beobachten kann. Dabei muss man sich erinnern, dass bei den Sträuchern, die zu den Ericaceen gehören, der Einfluss der Mykorrhiza in kurzer Kulturdauer nicht so merklich auftritt wie bei den einjährigen Kräutern, wenn es auch möglich ist, die Pflänzchen im Naturzustand zu züchten, und es kann ausser Frage stehen, dass je nach dem Züchtungsverfahren die Entwicklung des Pflänzchens nicht immer erfolgreich vor sich geht, obwohl die Mykorrhiza wirklich da gebildet worden ist. Schliesslich ist es jedoch wohl nicht richtig, dass wir die allgemeine Bedeutung der Mykorrhiza mit diesen wenigen nicht klaren Ergebnissen mit einem Schlag zu lösen unternehmen.

An *Ardisia crispa* und *Lysimachia clethroides* unter den Primularen habe ich das Merkmal der Mykorrhizapflanze deutlich erkannt; erhalten die Pflänzchen von *Diospyros Kaki* die Mykorrhiza durch zugefügte Keimerde nicht leicht, so mag das freilich auch auf dem reichlichen Nährgewebe des Samens beruhen. Das Mykorrhizagebild wird an dem Pflänzchen von *Styrax Obassia* beobachtet, aber die Abweichung ihres Trockengewichtsverhältnisses von der Kontrolle ist nicht zu gross. Einige unter die Contorten und Tubifloren fallenden Pflänzchen bilden alle die endotrophen Mykorrhizen ausgezeichnet durch Keimerde, deren Einfluss auf *Pharbitis Nil* allerdings nicht so merklich wie auf *Lochnera rosea* und *Cynanchum amplexicaule* zu Tage tritt. Aber das Ergebnis der Mykorrhizabildung übt einen so auffallenden Einfluss auf die Entwicklung dieser Pflänzchen von *Symphytum asperum, Clerodendron tricholomum* (vgl. Taf. III, 3), *Brunella asiatica, Capsicum annuum* (Taf. III, 4), *Torenia concolor* und *Sesamum indicum* aus, dass sie das unentbehrliche Gebild für ihr normales Wachstum ist. Eine ähnliche Wirkung der Mykorrhiza wurde an *Paederia chinensis, Lonicera japonica* und *Luffa cylindrica* festgestellt, welche je zu den Rubialen und Cucurbitalen gehören. Wir haben weiter die Erfahrung, dass einige Vertreter der höchsten Gruppe der Campanularen unter den Dikotylen wie *Adenophora verticillata* und *Bidens bipinnata* (vgl. Taf. III, 5) die Mykorrhizen in kurzer Züchtungsdauer nach Umpflanzung über das ganze Wurzelsystem erhalten und das Pflänzchenwachstum dadurch stark befördert wird.

Mykotrophie der Ericaceen. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 413–459, 1935. BAIN H. F., Production of synthetic mycorrhiza in cultivated cranberry. Journ. Agr. Res. **55**, 811–835, 1937. GORDON, H. D., Mykorrhiza in *Rhododendron*. Ann. Bot. n. s. **1**, 593, 1937.

Die Mykorrhiza ist zuerst an *Neottia* gefunden worden[1], danach sind nur einige Mykorrhizapflanzen unter den Monokotylen bei anderen Familien ausser den Orchidaceen bekannt geworden, und unsere Kenntnis über die Mykorrhiza der Monokotylen ist bisher im Ganzen nicht zu weit gegangen. Aber ich habe an den Gramineen das weitere Vorkommen der Mykorrhizapilze erfahren, nachfolgend die endotrophe Mykorrhiza an *Sisyrinchium angustifolium* (zu den Iridaceen gehörend) zufällig gefunden, und unsere Beobachtungen sind ziemlich weit über die ganzen Monokotylen ausgebreitet worden.

Unter den Monokotylen führen die Pflanzengruppen in der niederen systematischen Stellung nicht den Mykorrizapilz an den Wurzeln; allerdings sind diese Pflanzen in vielen Fällen zu den Hydrophyten oder Hygrophyten gehörig, wenn es auch Mesophyten sind, die Mykorrhiza wird aber nur auf einige Gruppen beschränkt gefunden, wie den Pandanaceen, Gramineen, Palmen und Bromeliaceen, und ihr Gebild ist im allgemeinen nicht völlig bis zur unentbehrlichen Mykorrhiza entwickelt. Im Gegensatz fehlen bei keiner Pflanze der höheren Gruppen die Wurzelpilze, und wir haben schon die Kenntnis, dass der Zusammenhang mit dem Wurzelpilz bei den Orchidaceen bis zum unentbehrlichen Zustand gekommen ist. Dann werden die Glumifloren zuerst als diese Erscheinung bestätigend angenommen. Die Mykorrhiza übt zweifellos einen günstigen Einfluss auf das Pflänzchenwachstum von *Avena sativa*, *Pennisetum purpurascens* und *Zea Mays* aus, das Trockengewichtsverhältnis ihrer Pflänzchen war 587 mg zu 358 mg bei *Avena* und 751 mg zu 282 mg bei *Pennisetum*; doch ist sie nicht immer unentbehrlich. In diesem Falle komme ich zu der Vermutung, dass ihre Beziehung zu der Mykorrhiza sich noch nicht zu solcher Innigkeit entwickelt hat, wie sie an anderen in höherer Stellung in der Systematik aufzutreten pflegt, eher als der Entwicklungsverlauf von Unvollkommen nach Vollkommen. An den Cyperaceen, z. B. *Cyperus compressus*, finden wir kaum einen merklichen Unterschied von der Kontrolle in dem Züchtungsversuch, ohne die Mykorrhiza an den Wurzeln zu sehen, wie es früher beobachtet wurde. Die zugefügte Keimerde hat für *Trachycarpus excelsus* keine bedeutungsvolle Wirkung gezeigt, vielleicht ist es auf das reichliche Nährgewebe zu beziehen. Die Ergebnisse des Kulturversuchs an *Arisaema serratum* und *Pollia japonica* stimmten mit den Beobachtungstatsachen überein, und die Bildung der Mykorrhiza und die Einwirkung der Keimerde auf die Pflänzchen wurde nicht erkannt.

Unter den Monokotylen sind die Gruppen, welche in höherer systematischen Stellung als die Lilifloren stehen, meistens die richtigen Mykorrhizapflanzen; aber es gibt auch Ausnahmen wie die Juncaceen.

---

(1) SCHLEIDEN, M. J., Grundzüge der wissenschaftl. Botanik. 1849.

Der Einfluss der Keimerde kommt an *Hemerocallis minor* und *Belamcanda chinensis* (vgl. Taf. III, 6 u. Fig. 9) merklich vor und bei *Canna indica* entwickelt das mykorrhizatragende Pflänzchen sich das mykorrhizafreie weit übertreffend. So wurden die Versuchsergebnisse bei den Monokotylen im Ganzen ohne grossen Unterschied von den Dikotylen gefunden. Aber viele Monokotylen der niederen systematischen Stellung führen ein Wasserleben, und sie tragen öfters die Mykorrhiza nicht, welche dem Landleben angepasst ist. Trotzdem ein Teil dieser Pflanengruppen die Mykorrhizen bildet, ist ein sichtbarer Wert für ihren Einfluss nicht zu bemerken. All Pflanzen, welche eine höhere Stellung als die Liliaceen einnehmen, bilden in der Natur die endotrophe Mykorrhiza, und die Beziehungen zwischen beiden ist häufig so eng, dass ihr Vorkommen das Pflanzchenwachstum unentbehrlich beeinflusst. Dann ist die Pilzvereinigung nicht nur für die Keimung der Orchidaceen-Samen unentbehrlich, sondern sind wir auch bei den Monokotylen zum Verständnis ihrer Wichtigkeit in weiterem Sinne gekommen.

Nach unsren angeführten Beobachtungen und Experimenten erstreckt die Mykorrhizaerscheinung sich sehr weit über die Landpflanzen mit Ausnahme von nur einem Teil. Wir sollten den Ausdruck Mykorrhizapflanzen nicht in so engem Sinn nehmen, wie bisher vermutet worden ist, die Allgemeinheit dieser Erscheinung in der Natur ist schon eine ganz bestimmte Tatsache. Die Wurzelpilze kommen im Wasser nur selten vor, dagegen verbreiten sie sich im Boden überall sehr weit. Da die Mykorrhizenbildung mit weniger Keimerde auf beliebigem Ort, selbst im abgetöteten Boden leicht möglich ist, kann man sich vorstellen, dass die Mykorrhizapilze vielleicht nicht zu vieler Art sind. Die Mykorrhiza ist nicht eine solche zufällige Erscheinung, wie sie in anderem ökologischen Verhältnis öfters zustande kommt; sie dehnt sich immer über das ganze Wurzelsystem aus, ohne auf einen Teil beschränkt zu sein. Die Mykorrhizabildung steht zu der systematischen Stellung der Wirtpflanzen in enger Beziehung und ihr Zusammenhang mit dem Mykorrhizapilz hat vielleicht eine sehr lange Abstammungsgeschichte von höchst altem Ursprung.

Die ektotrophe Mykorrhiza kommt nur an einigen beschränkten Pflanzengruppen vor, indem sie auch mit der systematischen Stellung des Wirtes in Zusammenhang steht. Unter den Dikotylen finden wir ein Zentrum der Pflanzengruppen mit ektotropher Mykorrhiza an den Fagalen in der sehr niedrigen Stellung. In Bezug auf die mykorrhizalosen Pflanzen bilden die Polygonalen und Centrospermen einen grossen Knoten in der systematischen Stellung, und das dehnt sich darum bis zu den Urticaceen und Curciferen aus. Unter den Monokotylen gibt es auch wenige mykorrhizalose Landpflanzen, welche in den meisten Fällen zu den mit den hydrophytischen oder hygrophytischen Pflanzen verwand-

ten Gruppen in niedriger Stellung gehören. Die Pflanzen im Wasserleben haben die Neigung, die Mykorrhiza nicht zu bilden, aber es beruht nicht immer auf dem Verhältnis zu ihrer systematischen Stellung, und im allgemeinen je höher die systematische Stellung der Wirtspflanzen ist, desto enger wird ihr Verhältnis zu dem Wurzelpilz. Alle diese kommen so vollständig zur Bildung der endotrophen Mykorrhizen, dass die Beziehung zwischen beiden für das Wachstum der Wirtspflanze unentbehrlich ist. Trotz den Pflanzen mit endotropher Mykorrhiza, ist der Wurzelpilz aber für die Wirte der niedrigen systematischen Stellung wie Chloranthaceen, Juglandaceen oder Gramineen häufig nicht immer unentbehrlich. Die ektotrophe Mykorrhiza ist wahrscheinlich das anfängliche Gebild der Mykorrhizaerscheinung gewesen, welches nicht in so enger Beziehung zu dem Wirt wie die endotrophe steht. Dann dürfte diese Vereinigung für eine Stufe der Entwicklung zur vollkommenen Mykorrhiza gelten.

Die Mykorrhiza und die systematische Stellung ihrer Wirtspflanzen

In der Natur ist die Mykorrhizaerscheinung wirklich in erstaunlicher Weite ausgedehnt und so allgemein, dass man fast alle Landpflanzen mit Wurzeln für die Mykorrhizapflanze halten möchte, doch kommt eine solche Erscheinung an der Wurzel nur beschränkter Pflanzen gelegentlich nicht vor; deshalb soll die Mykorrhiza nun nicht für das Gleiche wie der Schmarotzer angenommen werden, sondern vielmehr für eine analoge Erscheinung zum Beispiel wie das Konsortium der Flechten. Die Wurzelpilze im Boden stehen zu den Wirtspflanzen in so enger Beziehung, dass das Mykorrhizagebild in der Natur schon in einigen Wochen nach der Keimung gefunden zu werden pflegt. Wenn diese Gewächse dabei das Mykorrhizagebild nicht erhalten, dann können sie das normale Wachstum nicht weiter führen; also steht die Bildung der Mykorrhiza für sie öfters in einem unentbehrlichen Verhältnis zur Entwicklung der Pflänzchen.

Als ein Merkmal für die Klassifizierung ist die Mykorrhiza bisher zuweilen angenommen worden, und einst hat SAMUELSON mit dem Mykorrhizagebild die Verwandschaft der Empetraceen zu den Ericaceen zu erklären versucht[1]; aber zum Problem der Abstammung der höheren Pflanzen ist die Mykorrhiza bisher sehr selten geworden. Ich habe schon in meiner vorigen Arbeit über die Beziehung zwischen der systematischen Stellung der Wirtspflanzen und der Mykorrhiza berichtet und diese Tatsache durch Experiment hier wieder festgestellt. Wenn man aus den wohlbegründeten Tatsachen das sehr allgemeine Vorkommen der Mykor-

(1) SAMUELSON, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Svensk Bot. Tidskrift, 7, 1913.

rhiza und nicht zufällige Verhältnis zwischen der Wirtspflanze und dem Wurzelpilz zusammen bedenkt, kann man wahrnehmen, dass das Mykorrhizagebild in wichtiger Beziehung zur systematischen Stellung der höheren Pflanzen steht. Als das Pflanzenleben einst vom Ufer aufs Land übergegangen ist, mögen Stamm und Blatt sich an dem oberirdischen Pflanzenteil gegliedert und gleichzeitig die Wurzeln sich entwickelt haben als neues Organ für die Anpassung an das Landleben; so veränderten sich die Pflanzen auch sehr in der Struktur und haben wohl irgend einmal die Eigenschaft, die Mykorrhiza zu bilden erworben. Weil die Mykorrhiza sehr allgemein an den Landpflanzen vorkommt, ist ihre Entstehung durchaus nicht neu und je mehr diese Pflanzen sich dem Landleben anpassen, umso enger wird ihre Beziehung zu dem Wurzelpilz; also dürfte die Mykorrhiza das auffallende Gedeihen der Wirtspflanzen befördern, und schliesslich sich bis zum jetzigen Zustand, wie wir ihn an den Mykorrhizapflanzen sehen, entwickeln. Alle Pflanzen, welche sich bis heute bis zur höchsten systematischen Stellung entwickelt haben, haben die vollkommenen endotrophen Mykorrhizen getragen. Wenn diese Pflanzen im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung solche Eigenschaft nicht erworben hätten, müsste die Systematik vielleicht heute ganz anders sein und auch ihre Verbreitung in der Natur. Unter diesem Gesichtspunkt können wir das Verhältnis der höheren Pflanzen zu dem Wurzelpilz nicht als ein nur ökologisches Problem gelten lassen.

Die mykorrhizalosen Pflanzen

Der Ausdruck Mykorrhiza ist seit langer Zeit von vielen Forschern angenommen worden und das ziemlich häufige Vorkommen dieser Erscheinung in der Natur ist wohl bekannt. Man hatte vermutet, dass die besonderen Pflanzen mit Mykorrhiza hauptsächlich auf dem Humusboden im Wald gedeihen und jetzt noch glauben nicht selten manche daran, dass das Standortsverhältnis eine beherrschende Rolle bei der Mykorrhizenbildung spielt. Meiner Ansicht nach sind, wie schon erwähnt, solche Landpflanzen, welche entwickelte Wurzeln tragen und die Mykorrhizen nicht bilden, auf nur wenige Pflanzenfamilien beschränkt. Die Mykorrhizabildung steht in näherer Beziehung zu der systematischen Stellung des Wirtes und äussere Umstände, die diese Erscheinung beherrschen, kommen nur selten vor. STAHL hatte schon erkannt, dass an den Pflanzen im Wasser oder am Ufer die Mykorrhizen fehlen[1]; dies ist aber der einzige Fall, wo sie immer gut gedeihen können ohne die Mykorrhizabildung. Es geschieht in der Natur sehr selten, dass das Mykorrhizagebild von den Umgebungsfaktoren abhängt. Dass die obige

(1) STAHL, E. Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 1900.

Tatsache nicht auf die Eigenschaft der Wirtspflanze zurückzuführen ist, können wir daraus erfahren, dass sie schon nach einigen Wochen leicht an den Wurzeln neue Mykorrhizagebilde erhält, wenn eine Mykorrhizapflanze, die im Wasser mykorrhizafrei aufgewachsen ist, wie *Phragmites communis,* auf den Boden verpflanzt wird. Dass unter solchen Umständen die Wurzelpilze ganz spärlich verbreitet sind, hat wahrscheinlich den Grund, dass das Wasserleben für die Fadenpilze eigentlich nicht entsprechend ist. Er hatte noch Kenntnis von Cruciferen, welche die Mykorrhiza nicht bilden; aber ich habe ebenfalls bei Pflanzen, die zu bestimmten Familien von Urticaceen, Polygonaceen, Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctaginaceen, Phytolaccaceen, Aizoaceen, Portulaccaceen und Caryophyllaceen gehören durch die mikroskopische Beobachtung bestätigt, dass stets bei ihnen die Mykorrhiza gänzlich fehlt.[1] Eine Reihe von diesen Pflanzen, die sich auf die Polygonalen und Centrospermen ausdehnen, ist nicht immer eine Gruppe, welche ihren Standort mit Vorliebe im Wasser findet.

Dann habe ich wieder an einigen Pflanzen wie *Boehmeria japonica, Urtica Thunbergiana, Polygonum nodosum, Chenopodium album, Spinacia oleracea, Phytolacca decarndra, Silene pendula, S. Armeria, Brassica campestris* und *Matthiola incana* durch Beifügung von Keimerde fest-



Fig. 10. Pflänzchen von *Silene Armeria,* 39 Tage nach Umpflanzung und *Pollia japonica,* 55 Tage danach. Links das Pflänzchen auf steril. Boden mit Keimerde und rechts die Kontrolle auf steril. Boden.

---

(1) Asai, T., Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japan. Jour. Bot. 7, 107–150, 1934.

gestellt, dass alle diese Pflanzen an den Wurzeln die Mykorrhiza ausschliesslich nicht bilden, wie sie bei anderen, gewöhnlichen Pflanzen bemerkt werden, und in keinem natürlichen Zusammenhang mit dem Wurzelpilz stehen. In der Wurzelrinde dieser Pflänzchen, welche im Topf mit Keimerde aufgewachsen sind, ist der Mykorrhizapilz nach Ablauf von zwei oder drei Monaten gar nicht zu finden gewesen. Die Kontrollpflänzchen im sterilisierten Topf entwickeln sich in normalem Zustand ganz verschieden von gewöhnlichen Kräutern, ja sie gedeihen öfters etwas besser als die in demselben Topf mit Keimerde. Wenn man auch ein solches Gebild unter dem Mikroskop nicht beobachtet, kann man dabei nach dem Aussehen begreiflicherweise urteilen, dass sie mykorrhizalose Pflanzen sind, welche in keiner engeren Beziehung zu dem Wurzelpilz stehen. Diese Erscheinung wird natürlich nicht nur an einem Teil der Dikotylen, sondern auch an einigen Monokotylen beobachtet. Alle die niedrigen Gruppen der Monokotylen gehören beinahe zu den wasserlebenden Pflanzen, und die ihnen nahe verwandten Familien, selbst die Landpflanzen, sind auch mykorrhizafrei, z. B. Cyperaceen, Araceen, Commelinaceen ausser Gramineen und Palmen. Vielleicht ist es dem Umstand zuzuschreiben, dass sie von solchen Pflanzen abstammen, welche im Ganzen eigentlich mit Vorliebe im feuchten Schatten gedeihen. Nach meinem Versuchsergebnis dürften Pflanzen wie die Gramineen nicht als vollkommene Mykorrhizapflanzen gelten, jedoch als eine Anfangslage zur Mykorrhizaerscheinung, und bezüglich einiger Pflanzen z. B. Gerste und Weizen habe ich bestätigt, dass zu ihrem Pflänzchenwachstum die Mykorrhiza fehlen kann.

Die mykorrhizalosen Pflanzen unter den Pteridophyten sind auch selten zu finden. STAHL hat früher darauf hingewiesen, dass den *Equisetum*-Arten die Mykorrhiza fehlt, und wir haben von derselben Tatsache durch wiederholte Beobachtung sicheren Beweis erhalten.

Die ektotrophe Mykorrhiza und einige besondere endotrophe Mykorrhizen

Dass die ektotrophe Mykorrhiza in ähnlicher Beziehung zu der Entwicklung der Wirtspflanze wie die endotrophe steht, darin stimmt diese meine Ansicht mit der einiger neuen Forscher über die Kiefermykorrhizen überein.(1) Wenn man in den abgetöteten Topf mit weniger Keimerde die mykorrhizafreien Pflänzchen von *Pinus Thunbergii* versetzt, ist ihr Wachstum in den ersten ein oder zwei Monaten nicht immer zu

(1) HATCH, A. B., The role of mycorrhizae in afforestation. Jour. For. **34**, 22–29, 1936. YOUNG, H. E., A mycorrhiza-forming fungus of *Pinus*. Australian Inst. of Agr. Sci. **2**, 32–34, 1936.

sehen; im Vergleich zur Kontrolle auf dem abgetöteten Topfboden, wird jedoch gegen den fünften Monat ein klarer Unterschied dadurch hervorgerufen, dass lange Kurztriebe neu treiben und an der Wurzel die ektotrophen Mykorrhizen reichlich erscheinen. Zur Zeit, wo das mykorrhizafreie Pflänzchen die Nährstoffe im Samen gänzlich verbraucht hat und seine Entwicklung nicht mehr gut gegangen ist ohne Mykorrhiza, erkennen wir auf einen Blick, ob es die Mykorrhiza erworben hat oder nicht, und das Trockengewicht des Pflänzchens entspricht etwa dem dreifachen des mykorrhizafreien. Bei der Untersuchung blieben einige Pflänzchen im Topf mit Keimerde manchmal im kümmerlichen Zustand;



Fig. 11. Pflänzchen von *Pinus Thunbergii*, 85 Tage nach Umpflanzung und *Quercus glauca*, 158 Tage danach auf steril. Boden. Links das mykorrhizatragende Pflänzchen durch Keimerde und rechts die mykorrhizafreie Kontrolle.

an allen diesen haben wir aber stets keine Mykorrhiza gefunden. Ich habe auch das gleiche Verhältnis an *Quercus glauca* bestätigt und das Wachstum des mykorrhizatragenden Pflänzchens erreichte dabei doppelt so viel wie die Kontrolle an Trockengewicht. Hier ist es aus der erwähnten Tatsache begreiflich, dass die ektotrophe Mykorrhiza für das Pflänzchenleben günstig ist. Wenn der Züchtungsboden sehr fruchtbar ist, bildet nach dem Experiment MITSCHELLs das Kieferpflänzchen die Mykorrhiza schwer; also kommt ihr Einfluss auf das Pflänzchenwachstum nicht immer gut zum Vorschein[1]; jedoch habe ich eine solche Tatsache nicht erfahren.

---

(1) MITCHELL, H. L., FINN, R. F. and ROSENDAHL, R. O., The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. Black Rock Forest Papers, 1, 58–73, 1937.

Pinus Thunbergii bringt an den aus der Wurzel verzweigten kurzen Sprossen die ektotrophe Mykorrhiza hervor. Diese Wurzelsprossen schwellen abnorm an der Spitze an; ihr Durchmesser gelangt bis zu 0.3–0.5 mm und ihre Spitze wird von dem Pilzmantel in etwa 1·0 μ Dicke umhüllt, ohne die Wurzelhaare; aber die Achse, wovon viele kurzen Sprossen getrieben werden, wird an der Spitze von der Wurzelhaube beschützt und mit Wurzelhaaren bedeckt, ohne mit Mycelien umsponnen zu werden. Viele epidermale Zellen an der Wurzelsprosse werden abgedrückt, und das Eindringen der Mycelfäden reicht manchmal bis zur dritten Schicht des Rindengewebes von aussen durch die Interzellularräume, welche mit Mycelien dicht angefüllt sind; doch fällt der Pilz in keinem Falle mit den Haustrien in das Zellinnere ein, wie an *Monotropa*

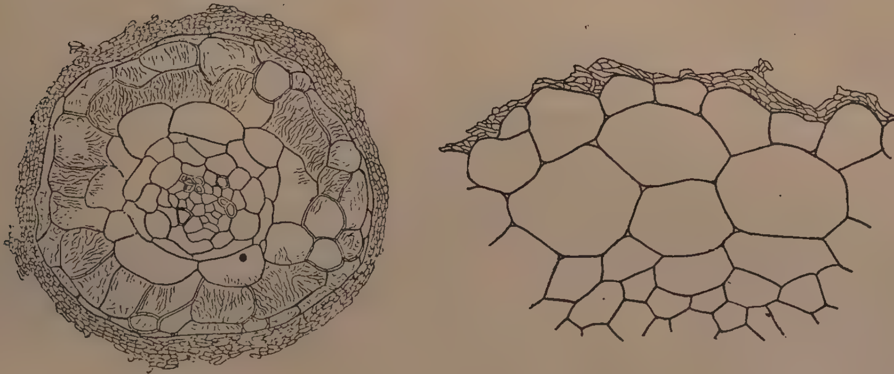


Fig. 12. Ektotrophe Mykorrhizagebilde von *Pinus Thunbergii*. Links das wohlentwickelte Gebild, Vergr. 190; rechts das anfängliche, Vergr. 400.

bekannt ist.(1) Die alte Wurzelsprosse wird von der neu gewachsenen Korkschicht von aussen begrenzt, und das Mycel in den Interzellularräumen der inneren Rinde wird gar nicht gefunden. So gehen die Mycelien haltenden Teile der primären Wurzelrinde nach einer Weile mit dem Pilzmantel ab; also unterscheidet sich das dadurch bedeutend von der endotrophen Mykorrhiza, dass der bewohnte Pilz nicht verdaut und abgesaugt wird. Dann können wir in ihrer Bedeutung die ektotrophe Mykorrhiza schwer gleich mit der endotrophen behandeln. Da die ektotrophe Mykorrhiza von der Pilzschicht dicht eingehüllt und ohne Wurzelhaar ist, kann die Wirtspflanze die Nahrungszufuhr durch die Wurzelhaare nicht erhalten; aber das Mycelium dehnt sich durch die Interzellularräume in das Rindengewebe weit aus und bildet die Verbindung zwischen Wirtspflanze und Boden. Der Wurzelpilz spielt dabei den Ver-

(1) Francke, H. L. Beiträge zur Kenninis der Mykorrhiza von *Monotropa hypopitis* L. Flora, **129**, 1–52, 1934.

mittler der Übertragung des umgebenden Wassers und der darin gelösten Nahrung, welche von den Pilzfäden adsorbiert werden.

Die ektotrophen Mykorrhizen von Salicalen und Fagalen sind ein ähnliches Gebild wie die Kiefermykorrhiza. Nach dem Ergebnis, welches durch den Versuch an *Corylus heterophylla* und *Quercus glauca* erzielt wurde, bilden die Pflänzchen durch Keimerde die ektotrophe Mykorrhiza, welche einen nicht geringen Einfluss auf ihr Wachstum wie bei der Kiefer hat. Die Wurzelsprossen mit dem Pilzmantel sind mit 150–300 μ im Durchmesser etwas dünner als die der Kiefer. Die Dicke der Mycelschicht, womit die Sprosse umhüllt ist, ist 10–20 μ und der Mycelfaden nur 2.5 μ für etwa 3.5 μ der Kiefermykorrhiza. Wir beobachteten die Mycelien in den Interzellularräumen, aber sie gehen nicht zu tief ins Innere, und die Wurzelsprosse ist dem Anschein nach nicht so deutlich wie die Kiefermykorrhiza. Die ektotrophe Mykorrhiza ist vielleicht im Verhältnis zu der Wirtspflanze die ursprüngliche Form und nicht so vollkommen wie die endotrophe. Jetzt ist sie nur in einigen Gymnospermen und sehr beschränkten niedrigen Pflanzengruppen der Dikotylen verblieben und nicht sehr weit in der Pflanzenwelt zur Entwicklung gekommen wie die endotrophe.

Unter den endotrophen Mykorrhizen ist die an den Ericalen bekannte Mykorrhiza auch besonderer Art. Diese pilzbewohnte Wurzel ist im allgemeinen sehr dünn und ihre epidermalen Zellen entwickeln sich abnorm im Vergleich zu den Rindenzellen, nur beschränkt sind darin sehr dünne Mycelien von etwa 2 μ im Durchmesser angesammelt; doch werden sie in dem Rindengewebe gar nicht gefunden, im Gegensatz zu der gewöhnlichen Mykorrhiza. Diese Struktur ist nicht nur auf Ericaceen beschränkt, sondern an Pirolaceen wird sie auch beobachtet, und ich habe früher ausführlich darüber berichtet, dass die epidermalen Zellen der *Pirola*-Wurzel durch das Eindringen des Mykorrhizapilzes abnorm dick werden.

In der Mykorrhiza von *Viola mandshurica* sind dicke Mycelien wie Orchideenpilze beobachtet worden, und eine Schicht der Rindenzellen um die Endodermis, welche mit Pilzfäden angefüllt sind, wachsen weit dicker als die benachbarten. Das gleiche Gebild ist auch zuweilen an anderen Mykorrhizen, z.B. Gramineen-Arten, gesehen worden (vgl. Fig. 1 u. Fig. 9). Dürfte es nicht eine Erscheinung sein, wodurch die Rindenzellen angereizt werden, dass der Pilz früh darin eindringt, während die Zellen noch im Wachstum sind? Die Mykorrhizen von Orchidaceen, die verschiedene Beschafenheit von anderen haben, sollen zwar auch von dem gewöhnlichen Falle unterschieden werden.

Das Verhältnis des Nährgewebes im Samen zu der Mykorrhiza

Nach der Keimung wird der Wuchsstoff vornehmlich in dem Hypokotyl und den Keimblättern gebildet und der Keimling wächst bis zur Fertigstellung der Wurzel für einige Wochen, bisweilen Monate lang, mit abgelagertem Nährstoff im Samen fort; danach spiegeln die Reiz- und Nährstoffe von aussen sich erst an dem Pflänzchenwachstum wider; vor allem ist der Mykorrhizapilz beherrschend. Es gibt nur die folgende Anzahl unter einigen hundert ausgeführten Versuchen, wo ich an den Mykorrhizapflanzen durch Keimerde die Mykorrhiza nicht habe bilden lassen können, nämlich *Ginkgo biloba, Nandina domestica, Prunus serrulata, Eriobotrya japonica, Rhamnella fraguloides, Thea sinensis, Diospyros Kaki* und *Trachycarpus excelsus*; diese alle sind Holzgewächse, bei welchen durch Beobachtung schon die Mykorrhiza wahrgenommen worden ist und an deren Samen in dem Nährgewebe oder den Keimblättern viele Nährstoffe abgelagert sind. Um den Einfluss der Mykorrhiza in kurzer Zeit sichtbar zu machen, haben wir jedesmal das Nährgewebe oder die Keimblätter abgenommen, sobald die Wurzel trieb. Aber die Pflänzchen bekamen nach einigen Monaten noch keine Mykorrhizagebilde, und keine besondere Abweichung an ihrem Wachstum wurde weder durch Aussehen oder Trockengewicht im Vergleich zu dem Kontrolleversuch bemerkt.

Als äusserster Fall kommt der Mangel des Nährgewebes im Samen sehr selten vor, wie bei Orchidaceen; der Samen behält im allgemeinen mehr oder weniger die Nährstoffe in dem Nährgewebe oder den Keimblättern und deren Menge steht öfters in enger Beziehung zur Mykorrhizabildung der Pflänzchen. Es gibt zuweilen Kräuter, welche viele Nährstoffe in dem Samen abgelagert haben, z.B. Leguminosen und Gramineen; ihre Nährstoffe sind aber gewöhnlich weniger im Vergleich zum Holzgewächs. Sehen wir nun die Entwicklung der Mykorrhizapflanze an, welche auf dem abgetöteten Boden gekeimt hat, so wird bei dem Krautgewächs das Pflänzchenwachstum in vier oder fünf Wochen nach der Keimung sehr befördert, wie das Pflänzchen im Topf mit Keimerde. Von der Zeit an, wo die Keimblätter zu verdorren beginnen, pflegt das Pflänzchenwachstum allmählich gestört zu werden, und selbst am Holzgewächs wird das schon nach ein oder zwei Monaten bestimmt klar, wie bei *Cinnamomum Camphora* und *Melia Azedarach;* doch geraten die Pflänzchen erst nach ein oder zwei Jahren in Verfall bei *Podocarpus macrophyllus, Juglans Sieboldiana, Thea sinensis* und *Diospyros Kaki.* Es ist schwer, dass das Pflänzchen, welches so einmal verfallen ist, sich durch Düngung wieder belebt, doch nicht immer unmöglich, wenn man an dem Pflänzchen die Mykorrhiza sich bilden lässt.

Zur Keimung des Samens ist der Wurzelpilz bei Orchidaceen unentbehrlich, und dazu gibt es die Ansicht, dass dies vom Nährgewebe im Samen abhängig sei. Die Samen einer *Cattleya*-Art sind einmal mit einer relativ hochkonzentrierten Zuckerlösung ohne Pilz zur Keimung gebracht worden.(1) Aber diese Beziehung bringt mich zu der Meinung, dass das Endosperm bei der Keimung für die Ernährung abgesaugt wird, dann der Keimling sich in den Keimblättern den wachstumregulierenden Stoff verschafft und er durch das Epikotyl in das Würzelchen übergeht; so hätte die Wurzel unter dem Antrieb des Wuchsstoffes erst das Pflänzchenwachstum befördern lassen. Die Mykorrhizapflanzen, deren Pflänzchen sehr schwer die Mykorrhiza bilden oder zu keinem beträchtlichen Unterschied von den Kontrollen führen, indem sie die Mykorrhiza erwerben, tragen meistens die mit endospermfehlendem Samen. Das sind einige Leguminosen selbst, wo bisher in dem Samen der Wuchsstoff gefunden worden ist.(2) Ferner ist bei der Keimung die Bildung des wachstumregulierenden Stoffes in den Keimblättern von *Raphanus* und in dem Epikotyl von *Lupinus* bestätigt worden.(3) Weil diese betonten Mykorrhizapflanzen für ihr Pflänzchenwachstum die Mykorrhiza nicht immer nötig haben, dürfte ihre Vereinigung mit dem Wurzelpilz wahrscheinlich nach einem Vegetationsstadium erst sekundär einsetzen.

Trotzdem die Monokotylen, welche den Gramineen und Palmen zu gehören, reichliche Nährstoffe im Samen anhäufen und gleichzeitig ihnen verwandte Familien meistens mykorrhizalose Pflanzen von Natur sind, z. B. *Hordeum sativum*, *Triticum sativum* und *Trachycarpus excelsus*, erhalten sie die Mykorrhizen durch zugefügte Keimerde nicht leicht; aber die Pflänzchen von *Avena sativa*, *Oryza sativa* und *Zea Mays* bilden in demselben Verhältnis die Mykorrhiza, allerdings kommt ihre Entwicklung nicht immer dadurch merklich zum Vorschein. Die Beziehung zwischen diesen Pflanzen und den Wurzelpilzen liegt in dem Verlauf ihrer phylogenetischen Entwicklung; überdies ist das Nährgewebe im Samen auch reichlich. Vielleicht kann das nicht als bis zur so vollkommenen Stufe gelangte Mykorrhizapflanze angesehen werden.

Das hängt auch von den Lebensformen ab; es gibt aber viele Samenpflanzen in der höheren systematischen Stellung, welche im allgemeinen nur zur Aufspeicherung von Nährstoffen im Samen gelangen und für die Entwicklung ihrer Pflänzchen in der Natur das Mykorrhizagebild nicht entbehren können.

---

(1) BERNARD, N., L'évolution dans la symbiose. Ann. Sci. Nat., Bot., **9**, 1909.

(2) DIJKMAN, M. J., Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. Rec. trav. bot. néerl. **31**, 391, 1934.

(3) OVERBEEK, J. VAN, Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropisums bei *Raphanus*. Rec. trav. bot. néerl. **30**, 537, 1933.

Die Wachstumregulierung der Wurzel durch den Wurzelpilz

Seitdem der Wuchsstoff an dem *Avena*-Coleoptil gefunden worden ist, ist das Problem des wachstumregulierenden Stoffes für viele Forscher sehr anziehend geworden. Nach dreissig Jahren entwickelte diese Untersuchung sich immer mehr, und jedes Jahr wurde über viele neue, bedeutende Entdeckungen nacheinander berichtet. Über die Bildung des Wachstumregulators durch den Pilz hatte NIELSEN früher einen Wuchsstoff, Rhizopin aus der Nährlösung von *Rhizopus suinus*, isoliert, danach den gleichen wachstumregulierenden Stoff wieder an dem Hefepilz und Steinpilz bestätigt(1), und BOYSEN JENSEN hat mitgeteilt, dass *Aspergillus niger* einen Wuchsstoff ergibt.(2) Aus diesen Tatsachen ist auch NIETHAMMER auf den Gedanken gekommen, dass, trotzdem die Bodenpilze auf das Pflanzenwachstum eine höhere Bedeutung haben, dieses wichtige Untersuchungsgebiet uns noch unberührt überblieben sei.(3) Andererseits ist aber bisher bekannt, dass alle wachstumregulierenden Stoffe im Gegenteil auf die Wurzel selbst hemmend wirken.(4) NIELSEN hat wahrgenommen, dass das Wurzelwachstum der Erbsen und Saubohnen, deren Wurzeln vorher in die Rhizopinlösung getaucht wurden, vollständig gehemmt worden ist(1); und diese Tatsache wurde auch danach von BOYSEN JENSEN bestätigt(5), dagegen hat GEIGER-HÜBER u. BURLET über die Einwirkung des Heteroauxins in sehr verdünnter Konzentration, z. B. 0.005 γ/L, auf das Wurzelwachstum berichtet.

Ich habe zwei *Fusarium*-Arten aus den Mykorrhizen von *Sophora angustifolia* und *Pennisetum purpurascens* isoliert. Wenn wir die genannten Pilze in einem 300 ccm fassenden Kolben zwei Wochen lang mit 80 ccm PFEFFERscher Nährlösung bei 27°C kultivieren, wird die Pilzernte in jedem Kolben etwa 0.5 g Trockengewicht erhalten. Ich mengte die Pilzdecke eines Kolbens, welche ausgewaschen und zerschnitten wurde, in den sterilisierten Topfboden ein, und die Keimlinge einiger Mykorrhizapflanzen wurden in solche Töpfe umgesetzt (vgl. Tab. III). Aber

---

(1) NIELSEN, N., Untersuchungen über einen neuen wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. Jahrb. wiss. Bot. **73**, 125, 1930. Über Wuchsstoff der Hefe. Bioch. Zeitschr. **237**, 244, 1931. Über das Vorkommen von Wuchsstoff bei *Boletus edulis*. Bioch. Zeitschr. **249**, 196, 1932.

(2) BOYSEN JENSEN, P., Über die Bildung eines Wachstumsregulators durch *Aspergillus niger*. Bioch. Zeitschr. **239**, 243, 1931.

(3) NIETHAMMER, A., Die mikroskopischen Boden-Pilze. Prag, 1937.

(4) CHOLODNY, N., Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. d. deut. bot. Gesell. **42**, 356, 1924.

(5) BOYSEN JENSEN, P., Über den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. Planta, **19**, 345, 1933.

das Mykorrhizagebild ist in keinem Falle an diesen Pflänzchen gefunden worden und die Pflänzchen von *Pinus Thunbergii, Quercus glauca, Cinnamomum Camphora, Mimosa pudica* und *Melia Azedarach* entwickelten sich dadurch nicht weiter als an den mykorrhizafreien Kontrollen; deren Wachstum wurde schon früh gehemmt und wir haben dabei nichts von besonderem Erfolg bemerkt. Das Pflänzchen von *Capsicum annuum*, welches im Topf mit dem aus *Sophora* isolierten Pilz gezüchtet wird, entwickelt sich weit erfolgreicher als die Kontrolle; dessen Trockengewicht gelangt nach 66 Tagen auf 171 mg oder das Zehnfache im Vergleich zu dem letzten. Auch bei *Perilla frutescens* ist ein Ergebnis an den Pflänzchen festgestellt worden, und das Trockengewichtsverhältnis erreichte das Sexfache der Kontrolle; allerdings kam es nicht bis zu solchem Zuwachs des Pflänzchens mit Mykorrhiza. Weiter ist das Pflänzchen von *Morus bombycis* ein wenig empfindlich gegen den aus *Pennisetum* isolierten Pilz; doch kommt sein Wachstum dem des Pflänzchens mit dem Wurzelpilz gar nicht gleich. Für *Oryza sativa* (Bergreis) sind die Böden mit der Pilzdecke aus *Sophora* oder *Pennisetum* vielmehr fruchtbar, wenn der sterilisierte mit der KNOPschen Nährlösung gedüngt worden ist; in diesen Fällen bilden die Versuchspflänzchen aber die Mykorrhiza nicht.

Dann habe ich eine aus dem Wurzelpilz von *Canavalia lineata* isolierte *Fusarium* mit 30 ccm PFEFFERscher Nährlösung in einem 300 ccm fassenden Kolben zwei Wochen lang bei 27°C gezüchtet. Die Pilzdecken von zehn Kolben wurden gut gewässert, zerschnitten und abgesaugt, darauf die so in den Scheidetrichter gebrachten Pilze mit Äther ausgezogen, und nach einer Woche wurde der Äther destilliert. Der Rückstand, welcher mit einigen Tropfen Alkohol gelöst wurde, ergab dadurch eine Emulsion, dass er in destilliertem Wasser mit einem Volumen von ein Drittel der ganzen Kulturlösung des Pilzes begossen wurde. Dann habe ich vorher die Wurzeln der mykorrhizafreien Keimlinge 24 Stunden lang in diese Emulsion getaucht und die so behandelten Pflänzchen in einen neuen abgetöteten Topf versetzt; gleichzeitig verwendete ich die Auszüge des aus *Sophora* isolierten Pilzes und von *Aspergillus oryzae* zum Vergleich (vgl. Tab. IV).

Am Ende der Züchtungsdauer, 52 Tage vom 28. August an, haben wir an dem Pflänzchenwachstum von *Astragalus sinicus* und *Mimosa pudica* keinen besonderen Unterschied im Vergleich zu der Kontrolle gefunden. Nur die Pflänzchen von *Ornithopus sativus*, deren Wurzeln mit dem Auszug des Wurzelpilzes aus *Canavalia* behandelt worden waren, entwickelten sich doch weit merklicher als die Kontrolle, wenn auch ihre Vegetationsperiode nicht zu der des mykorrhizatragenden Pflänzchens gelangt. Sie verlängerten sich 11 cm an dem oberirdischen Teil und zeigten 72 mg in ihrem Trockengewicht für je 6 cm und 25 mg der

Kontrolle und das Trockengewichtsverhältnis ihrer Wurzeln betrug 29 mg für 12 mg. Diese Pflänzchen waren immer noch im Laufe des Wachstums; anstatt zu verkümmern, wie es an der Kontrolle beobachtet wurde. So brachte mein Versuch ja ein sehr wichtiges Ergebnis hervor. Dann habe ich dasselbe Experiment aufs neue im nächsten Frühling wiederholt, um diese Tatsache wahrzunehmen und gleichzeitig an *Lupinus luteus* auch den deutlichen Erfolg zu erzielen.



Fig. 13. Pflänzchen von *Ornithopus sativus*, welche mit Ätherauszug von dem aus *Canavalia* isolierten *Fusarium* behandelt wurden. 1. Auf steril. Boden, mit Keimerde, Knöllchenbakterien geimpft. 2. Auf steril. Boden, mit Rhizoauxin behandelt. 3. Auf steril. Boden, Knöllchenbakterien geimpft.

Es ist schon eine bekannte Tatsache, dass Heteroauxin, selbst in einer sehr verdünnten Konzentration, das Wachstum der Wurzel stark hemmt. Wir haben einige anderen Pflänzchen nebst den genannten Leguminosen, deren Wurzeln 24 Stunden in der Heteroauxinlösung 30 γ/L und Naphthalinessigsäurelösung 5 γ/L eingetaucht wurden, einem Parallelversuch unterworfen; aber es wurde stets keine Wirkung auf ihr Wurzelwachstum bemerkt. Bei einer mykorrhizalosen Pflanze, *Cyperus compressus,* wurde die Wurzelentwicklung seines Pflänzchens, welches mit dem Auszug des aus *Sophora* oder *Pennisetum* isolierten Wurzelpilzes behandelt worden ist, sichtlich gehemmt. Aber diese Einwirkung wurde auf die Pflänzchen von *Capsicum* und *Oryza* mehr oder weniger wahrgenommen; also ist unschwer zu vermuten, dass die geeigneten Pilze für das Mykorrhizagebild durch einen wachstumreguliereden Stoff, welchen er der Wachstumszone der Wurzel immer liefert, die Wurzelentwicklung beschleunigen.

Der Ätherauszug des aus *Canavalia* isolierten Wurzelpilzes enthält ein gelbrotfarbiges Fett, worin kleine nadelförmige Kristalle in einer

geringen Menge geleitet sind, und die ganze Ernte ist etwa 0.5 g für 30 g des Pilzes an Trockengewicht. Dann habe ich einem neuen kristallinischen Reizstoff den Namen Rhizoauxin gegeben, welches in Alkohol, Äther und Benzol leicht, doch in Wasser schwer löslich ist. Setzt man eine kleine Menge dieses Fettes mit Rhizoauxin einseitig auf dekapitierten *Avena*-Koleoptil und wird dann eine Krümmung dadurch nach einigen Stunden deutlich hervorgerufen, so wird die wachstumsfördernde Wirkung des Rhizoauxins nicht nur auf die Wurzel selbst, sondern auch auf dem oberirdischen Teil nachgewiesen.

Wenn man die oben ausgeführten Versuche zusammenzufasst, so ist es eine feste Tatsache, dass der Wurzelpilz mit der Entwicklung der Wurzel in unmittelbarem Zusammenhang steht. Der Mykorrhizapilz kommt vornehmlich in den Rindenzellen und dem Zentralzylinder der Wurzelhaarzone vor, verletzt aber den Vegetationspunkt gar nicht. Der ausgeschiedene Wuchsstoff von dem erneuerten Teil des Myceliums dringt immer in die Wachstumszone ein, und durch Reizung der gewachsenen Zellen wird die Entwicklung der Wurzel beschleunigt. Nach Ausbreitung des Mykorrhizagebildes über das ganze Wurzelsystem nimmt die Wirtspflanze die Nahrungsstoffe von der unfruchtbaren Züchtungserde selbst lebendig auf; infolgedessen wird das lebhafte Wachstum des oberirdischen Teils erst sichtbar, worauf die Pflanzen zur vollständigen Entwicklung kommen. Wenn auch die Pflänzchen mit der Nährlösung gleich gedüngt sind, veranlassen sie auf das Wachstum einen grossen Unterschied dadurch, dass sie die Mykorrhiza tragen oder nicht, was man mit dem Bodenverhältnis schwer erklären kann, z. B. durch die Ungleichheit der Bodenzusammensetzung, den Zersetzungszustand der Bodensubstanzen oder Mikroben im Boden, wenn man die Einwirkung der Mykorrhiza ausser Acht lässt. Der Wurzelpilz hilft nicht nur den Wirtspflanzen beim Vorgang der Stoffaufnahme, sondern erstreckt sich vielmehr von Grund aus auf die Beschleunigung der Entwicklung der Wurzel selbst und auch auf das Wachstum der oberirdischen Teile. Die folgende Tatsache liefert auch einen anderen mittelbaren Beweis, dass die mykorrhizalosen Pflanzen auf dem sterilisierten Boden mit Keimerde immer mykorrhizafrei bleiben und kein deutlicher Unterschied von dem Pflänzchenwachstum auf sterilisiertem Boden gefunden wird, obschon diese Pflänzchen dabei mit dem Dünger gezüchtet worden sind.

Das Verhältnis zwischen Mykorrhiza und Düngung

Dass es auf dem Unterschied der Fruchtbarkeit des Bodens beruht, ob die Pflanzen in der Natur die Mykorrhiza bilden oder nicht, ist die STAHLsche Annahme zur Mykorrhizabildung auf seine Beobachtung

hin.(1) HATCH und MITCHELL haben auch neuerdings an den Pflänzchen der Kiefer eine ähnliche Tatsache erkannt, nämlich dass trotzdem das Mykorrhizagebild im fruchtbaren Boden nicht leicht vorkommt, sie sich gut entwickeln, ohne eine Hemmung im Pflänzchenwachstum zu treffen, und haben erklärt, dass die Mykorrhiza für das Pflanzenwachstum dabei nicht immer unentbehrlich ist.(2)

Einige Versuche über das Verhältnis der Düngung zur Mykorrhiza haben uns zu interessanten Ergebnissen geführt. In die mit gleicher Züchtungserde gefüllten Blumentöpfe wurden die Pflänzchen ohne Mykorrhiza versetzt, teils direkt, teils mit Zufügung von Keimerde. Ein Satz dieser sterilisierten Töpfe wurde als Kontrollversuch von Anfang bis zu Ende stets nur mit Leitungswasser gezüchtet, während den anderen in je zwei Tagen 50 ccm KNOPsche oder PRIANICSHNIKOWsche Nährlösung gegeben und anstatt zwei zuweilen vier oder fünf Monate lang gezüchtet wurde, wobei ich den Einfluss der Düngung auf das Pflanzenwachstum vorsichtig beobachtet habe; weiter habe ich eine mykorrhizalose Pflanze zu düngen versucht und einen Vergleich mit den Mykorrhizapflanzen angestellt. Verschieden von der Förderung des Wachstums durch Düngung, beherrscht die Geschwindigkeit der Pilzsynthese an den Wurzeln den Pflanzenzuwachs stark. Je nach den Pflanzenarten, insbesondere für die Kräuter mit kurzer Vegetationsperiode, veranlasst die Verspätung der Mykorrhizabildung öfters sogar ein etwas umgekehrtes Ergebnis zur Kontrolle; deshalb ist das Zufügen von genügender Keimerde erforderlich, um die Mykorrhiza mit Schnelligkeit und Sicherheit ausbilden zu lassen (vgl. Tab. V).

Eine mykorrhizalose Pflanze, *Boehmeria japonica*, entwickelt sich einige Zeit nach Umpflanzung ganz langsam und die Keimerde zeigt keinen Einfluss auf das Pflänzchenwachstum; doch ist eine auffallende Wirkung auf die mit der KNOPschen Nährlösung gedüngten Pflänzchen erzielt worden; das Trockengewichtsverhältnis zu der Kontrolle zeigte 90 mg gegen 3 mg, ebenfalls brachte die PRIANICSHNIKOWsche Nährlösung einen Erfolg zu ihrer Entwicklung. Die an dem abgetöteten Boden gezüchteten Pflänzchen von *Mimosa pudica* kann man mit der KNOPschen Nährlösung nicht gut zur Entwicklung bringen, doch können wir nur mit Leitungswasser ihr normales Wachstum erwarten, ohne dass ihre Entwicklung gehemmt wird, wenn sie durch wenig Keimerde die Mykorrhiza erwerben. Aber ihr Zuwachs gelangt 85 Tage nach Umpflanzung auf mehr als das Zehnfache der Kontrolle, 524 mg für 50 mg im Trocken-

(1) STAHL, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 534–668, 1900.

(2) MITCHELL, H. L., FINN, R. F. and ROSENDAHL, R. O., The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient adsorption of coniferous seedlings in nursery beds. Black Rock Forest Papers, **1**, 58–73, 1937.

gewichtsverhältnis der Pflänzchen. Es ist auch durch die mikroskopische Prüfung über das ganze Wurzelsystem ersichtlich, dass die Mykorrhizapilze vornehmlich sich an dem biotischen Einfluss beteiligen, ohne natürlich dabei mit den Bakterienknöllchen zu besetzen. Die gleiche Neigung beschränkt sich nicht nur auf die Krautgewächse, sondern dehnt sich auch auf die Holzgewächse aus. Bei *Cinnamomum Camphora* zeigte sich in nur zwei Monaten nach der Umpflanzung fast keine Wachstumsabweichung von den Versuchspflänzchen. Diese Tatsache mag man sich so erklären, dass die Entwicklung in dieser Zeit von den aufgespeicherten Nährstoffen in den Keimblättern und dem wachstumregulierenden Stoff nach der Keimung versorgt wird. Wenn das Pflänzchen die Mykorrhiza nicht erhält, wenn auch die Nährlösung dazu stets gegeben wird, kommt kein günstiger Einfluss auf seine Entwicklung zum Vorschein. Dagegen entwickelt sich das Pflänzchen, welches die Mykorrhiza durch Keimerde erworben hat, ohne Dünger vielmehr weit merklicher als das mykorrhizafreie, welches mit der KNOPschen Nährlösung gezüchtet wird, und innerhalb zwei Monaten zeigt sein Trockengewicht 2384 mg gegen 464 mg

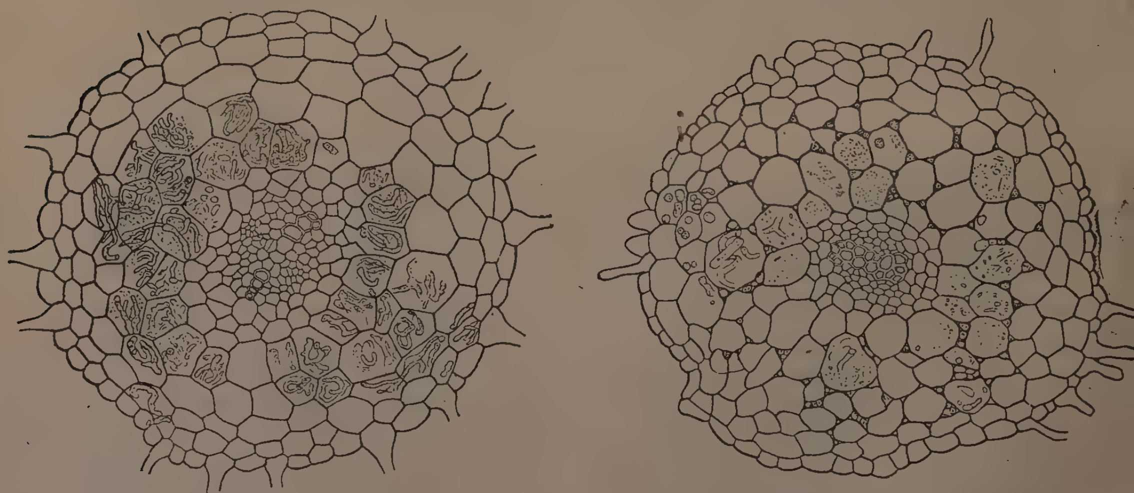


Fig. 14. Mykorrhizagebilde, welche durch Keimerde an den Pflänzchen auf dem steril. Boden gebildet wurden. Links *Fatsia japonica*, Vergr. 150, rechts *Melia Azedarach*, Mycelien in Interzellularen zahlreich, Vergr. 230.

des gedüngten Pflänzchens, dessen letzter Wert von dem Gewicht des auf dem abgetöteten Topf gezüchteten Pflänzchens ohne Düngung nicht zu viel abweicht. Mein Versuch hatte ähnliche Ergebnisse an den Pflänzchen von *Fatsia japonica* und auch an *Quercus glauca,* welche die ektotrophen Mykorrhizen tragen; bei letzterem wurde das Trockengewichtsverhältnis mit 3323 mg für 1748 mg beobachtet. Die Produktion des wachstumregulierenden Stoffes bei der Keimung dieser Pflänzchen

nimmt einige Zeit später am Wachstum ab; also dürfte der Reiz zur Entwicklung der Wurzel sich vermindern. Wird das Wurzelwachstum hierauf nicht befördert, soll die Düngung auch kaum von Nutzen sein. Wenn der wachstumregulierende Stoff bei dem Pflänzchen durch die Ausbildung der Mykorrhiza neu ausgeschieden wird, wegen der Anreizung der Entwicklung der Wurzel, so macht das die Einwirkung lebhaft und wird die Funktion der Nahrungsaufnahme beschleunigt: obwohl es nicht gedüngt wird, wendet das Pflänzchen natürlich die Nahrung aus dem unfruchtbaren Topfboden selbst möglichst an, und dadurch wird ein bedeutender Einfluss auf das Wachstum des ganzen Pflänzchens hervorgebracht. Das Pflänzchenwachstum von *Morus bombycis* und *Melia Azedarach* steht in enger Beziehung zu der Mykorrhizabildung. Selbst



Fig. 15. Mit KNOPscher Nährlösung gedüngte und mit Wurzelpilzauszug behandelte Pflänzchen von *Mimosa pudica* und *Capsicum annuum*, 53 Tage nach Umpflanzung. 1. auf steril. Boden mit Keimerde. 2. Auf steril. Boden. 3. Auf steril. Boden mit Keimerde, gedüngt. 4. Auf steril. Boden, gedüngt. 5. Mit Ätherauszug von *Fusarium* aus *Sophora* behandelt. 6. Mit Ätherauszug von *Fusarium* aus *Pennisetum*.

bei ihren unverpilzten Pflänzchen wird die Entwicklung nicht immer stark gehemmt, wenn sie mit der Nährlösung gedüngt sind; aber der Eindruck der Düngung auf das Pflänzchenwachstum ist sehr schwach, verglichen mit der Entwicklung des Pflänzchens, welches durch zugefügte Keimerde die Mykorrhiza ausbildet. Verschieden von den vorigen Beispielen, trotzdem an diesen Fällen der Reiz für die Wurzel nicht schnell schwach werden dürfte, betreibt das Mykorrhizagebild immer mehr die Förderung des Wurzelwachstums und macht ihre Funktion lebhaft.

Um einen sichereren Beweis zu führen, habe ich ferner zwei Sorten von sterilisierten Blumentöpfen vorbereitet, teils mit nur sterilisiertem Boden, teils mit Zufügung von weniger Keimerde, und den einen Satz stets an jedem dritten Tage mit 50 ccm KNOPscher Nährlösung gedüngt, die anderen nur mit Leitungswasser weiter gezüchtet (vgl. Tab. VI). Dann wird bei *Mimosa pudica* das Pflänzchenwachstum auf dem sterilisierten Boden stark gehemmt, ohne Rücksicht auf die Fruchtbarkeit des Bodens durch die Nährlösung, wie bei dem vorigen Versuch. Wenn man die Mykorrhiza an dem Pflänzchen durch Keimerde erzeugt, wird das Trockengewicht des Pflänzchens dagegen schon in drei Monaten über zehnmal so viel wie das nicht verpilzte; und wird es dabei mit der



Fig. 16. Die mit KNOPscher Nährlösung gedüngten Pflänzchen von *Perilla frutescens* 52 Tage nach Umpflanzung (oben) und *Oryza sativa* 45 Tage danach (unten). 1. Auf steril. Boden mit Keimerde. 2. Auf steril. Boden. 3. Auf steril. Boden mit keimerde, gedüngt. 4. Auf steril. Boden, gedüngt.

KNOPschen Nährlösung gedüngt, so erreicht sein Gewicht die zwanzigfache Grösse. Die Fruchtbarkeit des Bodens ist dabei nur für das Pflänzchen mit der Mykorrhiza sehr wirksam, jedoch für das unverpilzte gar nicht. Wir haben hierbei äusserlich kein Bakterienknöllchen an den Wurzeln bemerkt, und dass dieses Ergebnis durch die Knöllchenbakterien nicht hervorgerufen wurde, ist auch aus den ähnlichen Ergebnissen verständlich, welche an anderen Kräutern ausser den Leguminosen festgestellt worden sind.

Bei *Perilla frutescens* und *Capsicum annuum* wachsen die unverpilzten Pflänzchen auch etwas durch die Nährlösung, aber ihr Wachstum kommt dem der verpilzten ohne Düngung nicht gleich. Wenn man diesen mykorrhizatragenden Pflänzchen die KNOPsche Nährlösung gibt, entspricht ihr Trockengewicht über das Dreifache für die verpilzten Pflänzchen ohne Düngung und über das Fünffache für die unverpilzten



Fig. 17. Die mit KNOPscher Nährlösung gedüngten Pflänzchen von *Cyperus compressus* 32 Tage nach Umpflanzung. 1. Auf steril. Boden mit Keimerde. 2. Auf steril. Boden. 3. Auf steril. Boden mit Keimerde, gedüngt. 4. Auf steril. Boden, gedüngt.

mit der Nährlösung. Düngt man das unverpilzte Pflänzchen von *Oryza sativa*, dann kommt es an Zuwachs dem verpilzten ohne Düngung gleich, im Vergleich zu dem verpilzten mit der Nährlösung, aber sein Trockengewicht zeigt sich dafür etwa als die Hälfte. Auf diese Weise hemmt das Nichtentstehen der Mykorrhiza in dem äussersten Falle das Wurzelwachstum so stark, dass es nicht durch nur Düngung ersetzt werden kann. Wenn auch das unverpilzte Pflänzchen sich zuweilen mehr oder weniger durch Düngung auswächst, erreicht es doch nichts weiter als bis zum verpilzten ohne Düngung. Bei den mykorrhizalosen Pflanzen wie *Cyperus compressus* und *Pollia japonica* finden wir selbstverstähndlich keine merkliche Abweichung des Pflänzchenwachstums zwischen dem auf

sterilisiertem Boden und dem mit zugefügter Keimerde und bei der Düngung ist ersterer vielmehr etwas besser als letzterer. Aber der Einfluss das Mykorrhizapilzes auf das Pflänzchenwachstum, wie er an der Mykorrhizapflanze zu sehen ist, wird dabei gar nicht erkannt.

Aus oben angegebenen experimentellen Tatsachen ist es ganz bestimmt, dass das Wachstum der Keimwurzel einige Zeit nach Keimung durch einen wachstumregulierenden Stoff aus dem Keimling befördert wird. Bei Mykorrhizapflanzen wird diese wachstumregulierende Wirkung im allgemeinen mit der Entwicklung des Keimlings allmählich schwach und die Düngung zeigt sich auch nicht wirksam. Wenn das Pflänzchen die Mykorrhiza erhält, erlangt es aber an dem Würzelchen die wachstumregulierende Wirkung wieder neu und der Vorgang seiner Nahrungsaufnahme wird so auffällig lebhaft, dass das Pflänzchen die Nahrung aus dem unfruchtbaren Boden selbst gut aufnehmen kann; andererseits wird das Absaugen der aufgelösten Mycelfäden zur Ernährung schon in Gang gesetzt; dann geht das Wachstum des verpilzten durch Düngung immer besser; also kann das Pflänzchen mit Mykorrhiza die vollständige Entwicklung erreichen. Die Mykorrhiza dieser Pflänzchen steht schliesslich in so enger Beziehung zu der Nahrungsaufnahme, dass es häufig vorkommt, dass sie selbst zum Pflänzchenwachstum unentbehrlich ist.

Die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens zur Mykorrhizabildung

Wir haben vorher das Verhältnis der Mykorrhiza zur Wasserstoffionenkonzentration der Böden an verschiedenen Standorten untersucht. Die Bodenaziditäten zeigten jede für sich an den Meeresküsten dieser Gegend pH 6.00–7.10, an den Korallenriffsküsten der Ryukyu-Inseln pH 6.50–7.56, auf dem Gipfel des Hochgebirges Komagatake pH 4.20–5.45, in der Nähe des Kraters auf dem Vulkan Aso pH 4.12–5.12 und der Solfatara desselben Vulkans pH 3.34–4.42. Auf dieser Höhe der Bodenaziditäten erkennen wir eine solche Tatsache nicht, dass die Wasserstoffionenkonzentration eigens Bildung der Mykorrhiza hindert.

Da der für den Züchtungsversuch gebrauchte Boden vornehmlich Gartenerde ist, zeigte nun seine Azidität auch natürlich auf die Mykorrhizabildung keine Einwirkung. Um festzustellen, ob das gewachsene Pflänzchen mit Mykorrhizen die Wasserstoffionenkonzentration des Züchtungsbodens verändert und sein Wachstum etwas mit der Azidität zu tun hat, habe ich am Ende des Kulturversuchs jene Konzentration des geprüften Topfbodens in Vergleich mit der Kontrolle gesetzt und auch die Azidität des Bodens gemessen, auf welchem die Pflänzchen mit

der Kulturlösung gezüchtet wurden. Mein Züchtungsversuch ist zu Ende gekommen, als an dem Wachstum der Pflänzchen eine beträchtliche Abweichung von der Kontrolle auf dem abgetöteten Boden bemerkt worden ist, und das hat etwa einen Monat in kurzer Frist, bisweilen bis über sechs Monate gedauert.

Die Wasserstoffionenkonzentrationen der Topfböden am Ende des Versuchs haben keinen grossen Unterschied zwischen dem abgetöteten Topfboden und dem mit Keimerde gezeigt. Diese Konzentration in dem abgetöteten Topfboden betrug pH 5.50 im Durchschnitt von neun- und zwanzigmaligen Versuchen und in dem Topf mit Keimerde ist die Bodenazidität dazu nur pH 0.04 hinzuzusetzen. Unter diesen Versuchen mit verschiedenen Pflanzen nahm die Bodenazidität um siebenmal pH 0.13 zu, dagegen um neunmal pH 0.10 und dreimal zeigte sich keine Abweichung, und in keinem Fall waren es diese Veränderungen der Wasserstoffionenkonzentration, die auf das Pflänzchenwachstum Einfluss hatten. Als die Nährlösung den mykorrhizatragenden Pflänzchen gegeben worden ist, hat die Azidität der Züchtungserde in zehnmaligen Versuchen mit KNOPscher Nährlösung durchschnittlich um pH 0.22 und mit PRIANICSHNIKOWscher Nährlösung um pH 0.11 zugenommen. Wenn diese Pflänzchen mit Leitungswasser gezüchtet wurden, blieb die Zunahme der Bodenazidität aber nur pH 0.02.

Wir haben an dem sterilisierten Boden die Neigung gefunden, nur eine geringe Bodenazidität zuzusetzen; im Vergleich der Wasserstoffionenkonzentration zwischen dem sterilisierten und nicht sterilisierten Boden, auf denen die mykorrhizatragenden Pflänzchen gezüchtet worden sind, aber war es etwa pH 0.20. Schliesslich bei diesen Züchtungsversuchen hat die Wasserstoffionenkonzentration nicht einen solchen Wert, um für die Mykorrhizabildung und das Pflänzchenwachstum zu sehr beachtet werden zu müssen.

Die symbiotische Erscheinung an den Mykorrhizapflanzen

Viele Forscher haben bisher bezüglich der Mykorrhizaerscheinung vermutet, dass der Wurzelpilz nicht nur ein Schmarotzer sei, sondern auch irgendwie mit der Ernährung der Wirtspflanzen zu tun hätte, wenn er auch für ihr Wachstum nicht entbehrlich ist. Aber eine genügende Erläuterung für die richtige Bedeutung der Mykorrhiza ist weder physiologisch noch ökologisch gegeben. Die Einwirkung des Wurzelpilzes auf die Keimung der Samen von Orchidaceen, bei welchen das Nährgewebe gänzlich fehlt, ist schon von BERNARD und BURGEFF klar gemacht worden.(1)

(1) BERNARD, N., L'évolution dans la symbiose. Ann. Sci. Nat. Bot., 9, 1909. BURGEFF, H., Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.

In neuer Zeit sind die diesbezüglichen Untersuchungen auf die ektotrophe Mykorrhiza der Kiefer gelenkt worden. Nach diesen Ergebnissen ist man zu der folgenden Ansicht gekommen, dass die Pilzvereinigung mit den Wirtspflanzen nicht immer unentbehrlich für ihr Wachstum ist, die ektotrophe Mykorrhiza aber für die Nahrungsaufnahme des Wirtes bedeutsam ist, ausser bei sehr fruchtbarem Boden.[1]

Seit dreissig Jahren dauert der Streit über die Mykorrhizafrage von Ericaceen an und ist noch nicht zur Entscheidung gelangt. Die Luftstickstoffassimilation der Wurzelpilze wie *Phoma* ist einst von TERNETZ und RAYNER[2] zur Frage gestellt worden, aber eine Reihe von neuen Forschern haben die Meinung geltend gemacht, dass diese Erscheinung wahrscheinlich ein harmloses Parasitentum sei.[3] Selbst bei *Podocarpus* ist die Fixierung des Luftstickstoffs für uns noch problematisch geblieben[4]; und dass man das für die Mykorrhizen der Orchideen und Kiefern nicht sagen kann, ist eine bestimmte Tatsache, welche schon vielen Forschern anerkannt ist. Selbst wenn es auch bei den Ericaceen so sein sollte, und in welchem Falle es richtig sein mag, kommt die Mykorrhizafrage nicht in so engem Sinne zur Lösung, dass man sich nur mit der Erklärung einiger solcher beschränkten, besonderen Mykorrhizen begnügen darf. Der überzeugende Beweis für die Allgemeinheit der Mykorrhizaerscheinung in der Natur wird zuerst gegeben, danachfolgend muss es die allgemeine Erörterung sein, welche mit wohlbegründeten experimentellen Tatsachen weit behandelt wurde.

Nach meiner schon betonten Ansicht ist die Mykorrhiza über die Pflanzenwelt erstaunlich weit verbreitet, ja sind alle Landpflanzen mit Wurzeln Mykorrhizapflanzen, mit Ausnahme von solchen, welche in nur einige besonderen Gruppen fallen; und das Mykorrhizagebild steht in enger Beziehung zu der systematischen Stellung der Wirtspflanzen, insbesondere ist es bei höheren Gruppen so wohl entwickelt, dass keine höhere Pflanze ohne Mykorrhiza ist.

Die Entwicklung der Mykorrhizapflanzen, welche auf dem abgetöteten Boden gekeimt haben, wird stark gehemmt und sie können weiter nicht das normale Wachstum treiben und es ausserdem häufig durch Düngung nicht wiederherstellen, und die Pflänzchen werden sogar zum Eingehen geführt. Dieser abgetötete Boden erneuert aber biologisch seine Beschaffenheit durch wenige zugefügte Keimerde, und die hier versetzten

---

(1) MITCHELL, H. L., FINN, R. F. and ROSENDAHL, R. O., The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. Black Rock Forest Papers 1, 58–73, 1937.

(2) TERNETZ, CH., Über die Assimilation des atomosphärischen Stickstoffes durch Pilze. Jahrb. wiss. Bot. **44**, 353–408, 1907. RAYNER, M. C., Nitrogen fixation in Ericaceae. Bot. Gaz. **73**, 226–235, 1922.

(3) FREISLEBEN, R., Über experimentelle Mykorrhizarbildung bei Ericaceen. Ber. deut. bot. Gesell., **51**, 351–356, 1933.

(4) NOBBE, F. u. HILTNER, L., Versuchsstat. 51, 241, 1899.

Pflänzchen erhalten dadurch das normale Verhältnis wieder zurück, indem sie die Mykorrhizen bilden, wenn auch keine Düngung gegeben wird. Selbstverständlich nimmt der sterilisierte Boden selbst in seinem Nährwert für das Pflänzchenwachstum durch solche geringe Menge Erde nicht zu, jedoch kommt die Einwirkung dadurch, dass ein Bodenpilz die Mykorrhiza bildet. Wenn man einige Pflänzchen in einen sterilisierten Blumentopf mit wenig Keimerde verpflanzt, tritt öfters ein Unterschied in ihrer Entwicklung voneinander auf, wobei wir auch zuweilen das mykorrhizafreie Pflänzchen finden, welches in seinem Wachstum stark gehemmt wird, ebenso wie auf völlig sterilisiertem Züchtungsboden. Im Grunde hängt das von der Geschwindigkeit der Mykorrhizabildung ab. Bei den mykorrhizalosen Pflanzen wachsen die Pflänzchen gleichwertig normal auf beiden Züchtungsböden, dem abgetöteten und dem mit zugefügter Keimerde, und wir erkennen darunter keinen bedeutenden Unterschied, vielmehr ist ihr Wachstum auf dem abgetöteten Boden öfters etwas besser.

Nun kommt das Mykorrhizagebild an dem Pflänzchen gewöhnlich in zwei oder drei Wochen nach der Verpflanzung zustand, und die grossen Teile der Würzelchen bilden schon die Mykorrhizen in der Nähe ihrer Wurzelspitze. Aber ihr merklicher Einfluss erscheint erst nach etwa einem Monat; um diese Zeit haben die Pilzfäden in den Rindenzellen sich schon in einem alten Teil des Myceliums aufgelöst und werden von den Pflänzchen allmählich aufgenommen; dann wird das Pflänzchenwachstum erst beträchtlich beschleunigt. Aus diesem bestimmten Versuchs- und Beobachtungsgrund können wir einleuchtend bestätigen, dass der Mykorrhizapilz so wichtig für das Leben der allgemeinen Landpflanzen ist, dass er ihr Wachstum stark beherrscht. Hiernach möchte man das Verhältnis des Mykorrhizapilzes zur Wirtspflanze eine symbiotische Vereinigung nennen. Wenn aber diese Erscheinung nun eine symbiotische Vereinigung ist, soll wieder in betracht kommen, ob der Wurzelpilz auf das Wachstum des Wirtes wirkt nur in Beziehung mit dem notwendigen Bildungsstoff für den Pflanzenkörper selbst oder auch mit dem wachstumregulierenden Stoff der Wurzel, wie einst ein Forscher vermutet hat.(1)

Das Mykorrhizagebild wird im allgemeinen in den Wurzeln von etwa 0.1–0.3 mm Durchmesser gefunden, und die Pilze wohnen vornehmlich in der Wurzelhaarzone in den Rindenzellen um den Zentralzylinder, ohne den Vegetationspunkt zu verletzen, und je nach der Entfernung dieser Bewohner von derselben Zone lösen die Mycelfäden in den Rindenzellen sich auf und werden bis vollkommen abgesaugt. Die Einwirkung des Mykorrhizapilzes auf die Wirtspflanzen macht vielleicht nicht nur die Stoffassimilation des Wirtes dadurch möglich, dass sie die aufgenom-

(1) NIETHAMMER, A., Die mikroskopischen Boden-Pilze. Prag 1937.

menen komplizierten Verbindungen zersetzt, welche unmittelbar leicht assimiliert werden können; sondern auch alle die untauglichen Pilzfäden in den Rindenzellen lösen sich auf und werden restlos abgesaugt, ebenso wie die Reservestoffe in den Zellen aufgespeichert werden. Wie schon erwähnt, wenn nach der Behandlung dadurch, dass wir die Wurzel mit einer sehr geringen Menge des Ätherauszugs eines geeigneten Wurzelpilzes anreizen und die mykorrhizafreien Pflänzchen auf den sterilisierten Boden verpflanzt werden, ist eine merkliche Wirkung auf ihr Wachstum festzustellen. Diese Tatsache liefert einen Beweis dafür, dass der Wurzelpilz die Entwicklung der Pflänzchenwurzel durch Ausscheidung eines Reizstoffes befördert. Also wird die Wirtspflanze durch aufgelöste Mycelien selbst in Vereinigung mit dem Pilz gut ernährt; gleichzeitig wird das Wachstum der Wurzel durch die Ausscheidung eines Reizstoffes vom Wurzelpilz beträchtlich befördert.

Andererseits wohnen die Mykorrhizapilze tief in der Wurzelrinde der Wurzelhaarzone, vornehmlich in der Nähe um den Zentralzylinder, und stehen in den Rindenzellen unter vollkommenem Schutz; überdies ist die Wurzelhaarzone sowohl der Eingang von aussen bei der Aufnahme der Nährstoffe, als auch schliessen die Rindenzellen mit Mycelfäden die Führungsbahn der Assimilate nach dem Vegetationspunkt ein; dazu ist dieser Nahrungskreuzweg in der Tat in der Lage, wodurch die überflüssigen Nährstoffe für die Wurzelpilze empfangen werden. Zugleich mit der Entwicklung der Wurzel geht der Wurzelpilz durch die Interzellularen leicht nach der Wurzelspitze vor, und kann auch in die Seitenwurzeln eintreten. Endlich breitet er sich mit den neu verpilzten Wurzeln aus dem Boden über das ganze Wurzelsystem aus, und wie zweckmässig diese Lebensvereinigung für die Wurzelpilze vor sich geht, möchten wir auch wohl daraus vermuten, dass der Wurzelpilz in dem Wurzelgewebe auf keinen Falle die Konidien oder andere geschlechtlichen Organe ausbildet. Also die Beziehung der Wirtspflanze zu dem Mykorrhizapilz ist nichts weniger als das Schmarotzen, aber auch nicht ein harmloses Schmarotzen, sondern die symbiotische Vereinigung zwischen beiden unterliegt nun keinem Zweifel. Die höheren Pflanzen sind auch als vereinigte Organismen bis zum jetzigen Verhältnis emporgestiegen, ähnlich wie die Flechten sich phylogenetich dadurch entwickelt haben, dass sie das Konsortium bilden.

Wasserkultur und Mykorrhizapflanzen

Die Wasserkultur der Landpflanzen wurde zuerst in der Mitte des vorigen Jahrhunderts von SACHS und KNOP durchgeführt(1); nachdem

(1) SACHS, J., Versuchsstat. **2**, 22 u. 224, 1860. KNOP, Versuchsstat. **2**, 65 u. 270, 1860.

hat NOBBE denselben Versuch mit verschiedenen Pflanzen gemacht und erkannt, dass diese Methode auf viele Pflanzen, vor allem zu den Cruciferen und Gramineen gehörende, anwendbar ist. Ausserdem gelangte er auch bei der Kultur von *Fagopyrum vulgare, Solanum tuberosum* und *Tradescantia virginiana* zu befriegendem Ergebnis.(1) Die Wasserkultur von *Ipomaea Batatas, Solanum Melongena* und *Cucumis Melo* wurde letztens bei uns durchgeführt, und einst in Amerika ist ihre praktische Anwendung geplant worden.

Ob es Wasserkultur oder Sandkultur sei, wenn die mykorrhizalosen oder wasserlebenden Pflanzen zu diesem Zweck verwandt werden, ist es kein Wunder, dass das Wachstum der Kulturpflanzen ziemlich gut verläuft(2); und ich habe wirklich dadurch bestätigt, dass man für die Wasserkultur mit KNOPscher Nährlösung von *Chenopodium album, Phytolacca decandra* und *Polygonum nodosum* zu genügendem Verhältnis gelangt. Ferner können die Pflänzchen aus solchen Samen, in denen viele Nährstoffe abgelagert sind, auch für einige Zeit durch die Wasserkultur wachsen. Aber die Bildung der Mykorrhiza ist im allgemeinen nötig, öfters sogar unentbehrlich, um die Landpflanzen zu normaler Entwicklung zu bringen. Wenn die Pflänzchen nicht die Mykorrhiza erhalten, wird ihr Wachstum bei den meisten Landpflanzen schon bald gehindert, und gelangt nicht weit für die mykorrhizatragenden Pflänzchen, wenn auch genügend Dünger dabei gegeben wird. Allerdings gibt es Mykorrhizapflanzen, bei welchen für das Wachstum der mykorrhizafreien Pflänzchen in einem gewissen Grad der Mykorrhizapilz durch die Nährlösung ersetzt werden kann, wie uns an der Züchtung von *Solanum tuberosum, S. Melongena* und *Cucumis Melo* bekannt ist. Werden die mykorrhizalosen Pflanzen nicht in Wasserkultur genommen, kann man nie eine genügende Entwicklung der Pflänzchen erwarten, wenn auch das Wachstum in gewissem Grade möglich ist. Also versichern wir uns vorher, ob ihr Leben an der Mykorrhiza beteiligt ist oder nicht, danach sollen diese Pflanzen dem Kulturversuch unterworfen werden.

Zusammenfassung

1. Unter den Wurzelpilzen, welche aus verschiedenen Grasmykorrhizen isoliert worden sind, ist *Fusarium* sehr häufig vorgekommen. Sodann habe ich vor allem auf *Panicum Crus Galli, Pennisetum purpurascens* und *Setaria viridis* den synthetischen Versuch mit solchem *Fusarium* ausgeführt, welches von denselben Gräsern geliefert wurde, und er ist

---

(1) NOBBE, F., Landw. Jahrb. **6**, 57; **9**, 228; **10**, 12, 1864.

(2) ROBERG, M., Weitere Untersuchungen über die Stickstoffernährung der Erle. Ber. d. deut. Bot. Gesell. **52**, 54–64, 1934.

mir gelungen. In diesen Fällen wurde immer ein erfolgliches Ergebnis für das Pflänzchenwachstum erzielt, ohne allerdings so unentbehrlich zu sein.

2. Die peinlichste Sterilisation der Züchtungserde verbessert ihre Fruchtbarkeit in hohem Grade für die Entwicklung der Pflänzchen. Für die mykorrhizalosen Pflanzen versteht es sich von selbst, aber die Mykorrhizapflanzen werden auch viel kräftiger und lebendiger als die aus der nicht sterilisierten Erde, wenn die Mykorrhiza durch wenig zugefügte rohe Erde über die ganzen Pflänzchenwurzeln vorkommt.

3. Wenn man den mykorrhizafreien Keimling auf den sterilisierten Boden verpflanzt, bildet er die Mykorrhiza nicht und wird sein Wachstum stark gehemmt, geht nicht weiter; während das Pflänzchen ganz normalerweise wächst, wenn es das Mykorrhizagebild dadurch erhält, dass man wenig Gartenerde als Keimerde hinzufügt.

4. Die Allgemeinheit der Mykorrhizaerscheinung wird nicht nur durch die Beobachtungstatsachen, sondern auch experimentell dadurch festgestellt, dass man das Mykorrhizagebild an den Pflänzchen nach Wunsch sich bilden lässt.

5. Einige Pflänzchen, welche auf den nicht sterilisierten Topfboden verpflanzt wurden, gingen in der gleichen Wachstumsstufe. Selbstverständlich gilt es nicht für die mykorrhizalosen Pflanzen, aber die Pflänzchen rufen dadurch in ihrem Wachstum einen merklichen Unterschied voneinander hervor, dass man dem sterilisierten Boden wenige Keimerde bei der Umpflanzung zufügt, und das weist uns darauf hin, dass die Schnelligkeit und der Grad der Mykorrhizabildung das Pflänzchenwachstum stark beherrscht.

6. Wenn man mit der Nährlösung die Pflänzchen, um sie in dem unverpilzten Zustand zu behalten, düngt, zeigt sich häufig kein Einfluss auf ihr Wachstum merklich. Selbst wenn sie ihre Wirkung auf den Zuwachs hat, ist jener Einfluss kaum gleich an der Entwicklung der Pflänzchen, welche durch Keimerde das Mykorrhizagebild erhalten; und erst wenn diese mykorrhizatragenden Pflänzchen gedüngt worden sind, wird eine beträchtliche Einwirkung an ihnen hervorgebracht.

7. Ich habe von dem aus *Canavalia lineata* isolierten *Fusarium* eine neue kristallinische Substanz erhalten, welche das Wurzelwachstum von einigen Leguminosen-Pflanzen reguliert. Der Wurzelpilz liefert einen das Wurzelwachstum regulierenden Stoff für die Wirtspflanzen, wodurch die Wachstumszone der Wurzel gereizt und ihr Wurzelwachstum stark beschleunigt wird.

8. Die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens beeinflusst bei diesen Züchtungsversuchen die Mykorrhizabildung nicht zu viel, und die Mykorrhiza veranlasst auch in ihrer Konzentration keine grosse Veränderung.

9. Unter den Landpflanzen gibt es die mykorrhizalosen Pflanzen, deren Leben in keinem Zusammenhang mit dem Wurzelpilz steht, und diese Pflanzen sind in wenigen, relativ niedrigen verwandtschaftlichen Gruppen in ihrer systematischen Stellung beschränkt eingeschlossen, z. B. bei den Dikotylen dreht es sich nur um die Polygonalen und Centrospermen.

10. Trotzdem die Pflänzchen aus solchem Samen, welche in dem Nährgewebe oder den Keimblättern viele Nährstoffe abgelagert haben, die Mykorrhiza häufig nicht ausbilden, entwickeln sie sich gut und werden nicht gehemmt. Das hängt auch von den Lebensformen ab; unter den Samenpflanzen gibt es aber im allgemeinen Pflanzen mit wenigen Nährstoffen im Samen in höherer systematischer Stellung, und das Mykorrhizagebild ist für die Entwicklung dieser Pflänzchen unentbehrlich.

11. Die endotrophe Mykorrhiza ist im allgemeinen eine dünne Wurzel von etwa 0.1–0.3 mm im Durchmesser; die Wurzelpilze treten in den Rindenzellen um die Endodermis der Wurzelhaarzone auf, ohne ihren Vegetationspunkt zu verletzen. Mit dem Wurzelwachstum breiten die Wurzelpilze sich in die neue Wurzelhaarzone durch die Interzellularräume aus. Dann, je nachdem die Pilze von der Wurzelhaarzone entfernt sind, wohnen sie über das Rindengewebe zerstreut, die Mycelien in den Rindenzellen meistens aufgelöst, ohne als Pilzfäden zu bleiben, und verfallene Teile des Myceliums werden immer von dem Wirt als Nahrung spurlos abgesaugt.

12. Die ektotrophe Mykorrhiza befördert das Wachstum der Wirtspflanzen. Diese Wurzelsprossen sind dabei nicht mit Wurzelhaaren bedeckt, indem der Wurzelpilz in die Interzellularräume tief eindringt, und in Verbindung mit dem Äusseren steht, deshalb ist er der Vermittler für die Wirtspflanzen in der Nahrungszufuhr, wird aber in den Zellen nicht verdaut und abgesaugt wie in dem Fall der endotrophen Mykorrhiza. Unter den Dikotylen ist diese ektotrophe Mykorrhiza vornehmlich nur auf die Salicalen und Fagalen zusammengedrängt.

13. Die Mykorrhizaerscheinung steht mit der systematischen Abstammung der Wirtspflanzen in sehr enger Beziehung, doch ist es gar keine zufällige Erscheinung, sondern dürfte nach sehr langem Verlauf der Entwicklung kommen. Die mykorrhizalosen Pflanzen und ektotrophen Mykorrhizapflanzen sind auf wenige miteinander verwandte Pflanzengruppen beschränkt, welche eine relativ niedere Stellung in der Systematik einnehmen. Selbst wenn die Pflanzen in niederer Stellung auch die endotrophe Mykorrhiza bilden, ist ihre Einwirkung auf das Wachstum des Wirtes nicht immer merklich. Je nachdem ihre Stellung höher ist, wird beider Vereinigung vollkommener, und das Verhältnis ist für das Pflanzenleben unentbehrlich.

14. Für die Mykorrhiza ist eine symbiotische Erscheinung anzunehmen, z. B. wie es für das Konsortium der Flechten bekannt ist, und ist wohl von ihrem alten Ursprung her durch langen Verlauf der Entwicklung bis zum heutigen Verhältnis gelangt.

15. Ausser den mykorrhizalosen Pflanzen gibt es eine Menge von Mykorrhizapflanzen, welche man durch die Wasserkultur züchten kann. Aber die vollkommenen Mykorrhizapflanzen kommen im allgemeinen durch die Wasser- oder Sandkultur nicht zu normalem Wachstum, ohne die Mykorrhiza zu bilden.

Fünfte Hochschule zu Kumamoto, Japan

Zusammenstellung der Tabellen

Tabelle II Mykorrhizabildung an dem Pflänzchen und ihr Einfluss auf sein Wachstum.

Gymnospermen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Ginkgo biloba (Ginkgoaceae) Baum 11. Mai, 96 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	371	353	724	10.9	5	ohne
	aus steril. Boden	386	342	728	11.2	5	,,
Podocarpus macrophylla (Taxaceae) Baum, immergrün 31. Mai, 133 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	419	169	588	8.1	22	Wurzeln dicht mit Knöllchen besetzt, stets mit Mycelien angefüllt.
	aus steril. Boden	422	173	595	8.8	24	Knöllchen zahlreich, aber an der Wurzel etwas locker und ohne jeglichen Mycelfaden.
Pinus Thunbergii (Pinaceae) Baum, immergrün 19. Mai, 80 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	252	73	325	6.5	—	ektotroph, Dia. 300–400μ. Interzellularen in der äusseren Rinde des Wurzelsprosses mit Mycelien angefüllt.
	aus steril. Boden	132	70	202	5.3	—	ohne, mit Wurzelhaaren auf dünnen Wurzeln.
Chamaecyparis obtusa (Pinaceae) Baum, immergrün 31. Mai, 63 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	82	34	116	4.5*	—	endotroph, gut entwickelt, Dia. ca. 300μ.
	aus steril. Boden	38	20	58	4.0	—	ohne
Cryptomeria japonica (Pinaceae) Baum, immergrün 13. Mai, 98 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	388	131	519	7.5*	—	endotroph, Dia. 300.–400μ. Pilzfäden in den Zellen meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	80	41	121	5.5	—	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzen	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Chloranthus glabera (Chloranthaceae) Strauch, immergrün 10. Juli, 136 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	36	31	67	2.2	4	endotroph, Dia. 750μ. Wurzelpilze wohnen vornehmlich in den Zellen einer Reihe um die Endodermis; in aufgelöstem Zustand, teilweise als Mycel gefunden.
	aus steril. Boden	34	27	61	1.9	4	ohne
Juglans Sieboldiana (Juglandaceae) Baum 29. Mai, 81 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	1088	671	1759	11.4	5	endotroph, Dia. ca. 300μ. Viele Rindenzellen enthalten die Mycelfäden, Mycelfäden meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	1011	663	1674	10.0	6	ohne
Corylus heterophylla var. japonica (Betulaceae) Strauch 5. Okt., 320 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	792	424	1216	15.5	8	ektotroph, Dia. ca. 250μ. (Keimblätter beseitigt)
	aus steril. Boden	405	238	643	7.5	6	ohne. (Keimblätter beseitigt)
Quercus glauca (Fagaceae) Baum, immergrün 24, Mai, 158 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	3540	2028	5568	24.0	16	ektotroph, Dia. ca. 150μ. Mycelien dringen bis zu den Interzellularen der Epidermis ein. (Keimblätter beseitigt)
	aus steril. Boden	1366	891	2257	11.0	7	ohne. (Keimblätter beseitigt) Wurzelhaare auf dünnen Wurzeln.
Boehmeria japonica (Urticaceae) Kraut, mehrjährig 7. Juli, 39 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	1	1	2	1.0	2	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	3	1	4	1.0	2	"

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Aphananthe aspera (Ulmaceae) Baum 12. Mai, 97 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	949	301	1250	37.0	28	endotroph, Dia. 200-300μ. Mycelien in den Zellen meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	438	198	636	24.0	13	ohne
Morus bombycis (Moraceae) Baum 29. Mai, 81 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	131	34	165	9.3	9	endotroph, Dia. 150-250μ. Pilztragende Zellen besonders viel in inneren Teil der Wurzelrinde, teilweise als Mycel übrig, aber meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	10	10	20	2.2	3	ohne
Polygonum nodosum (Polygonaceae) Kraut, einjährig 12. Mai, 60 Tege	aus steril. Boden mit Keimerde	1614	728	2342	19.0	40	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	2599	1162	3761	25.0	50	,,
Chenopodium album (Chenopodiaceae) Kraut, einjährig 13. Mai, 69 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	362	64	426	19.0	18	ohne. (mykorrhizalose Pflauze)
	aus steril. Boden	532	143	675	23.5	20	,,
Spinacia oleracea (Chenopodiaceae) Kraut, einjahrig 3, Okt., 142 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	33	54	87	4.0	4	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	74	260	334	4.4	5	,,

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Phytolacca decandra (Phytolaccaceae) Kraut, mehrjährig 12. Mai, 60 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	701	273	974	13.0	8	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	1251	883	2134	21.0	12	,,
Silene Armeria (Caryophyllaceae) Kraut, einjährig 1. Apr., 39 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	51	37	88	6.5	16	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	88	48	136	7.8	18	,,
Aquilegia vulgaris (Ranunculaceae) Kraut, mehrjährig 9. Okt., 213 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	47	55	102	6.3	6	endotroph, Dia. ca. 230μ. Pilztragende Zellen viel um die Endodermis, Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	2	10	12	0.9	2	ohne
Nandina domestica (Berberidaceae) Strauch, immergrün 25. Mai, 87 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	122	52	174	9.0	5	ohne
	aus steril. Boden	143	76	219	9.0	5	,,
Cinnamomum Camphora (Lauraceae) Baum, immergrün 19. Mai, 125 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	1716	624	2340	18.2	26	endotroph, Dia. 420-480μ. Wurzelpilze grösstenteils aufgelöst, nur ein Teil nicht.
	aus steril. Boden	547	237	784	10.0	11	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen — Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg — Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung — Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Argemone hispida (Papaveraceae) Kraut, einjäh ig 30. Dez., 210 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	46	18	64	7.3*	5	endotroph, Dia. ca. 350μ.
	aus steril. Boden	8	5	13	3.5	4	ohne
Papaver Rhoeas (Papaveraceae) Kraut, einjährig 5. Okt., 180 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	439	439	878	9.1	18	endotroph, Dia. ca. 400μ. Mycelien in den Zellen meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	116	85	201	7.3	14	ohne
Brassica campestris (Cruciferae) Kraut, einjährig 6. Okt., 84 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	781	309	1090	12.5*	6	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	902	462	1364	13.0	6	,,
Agrimonia japonica (Rosaceae) Kraut. mehrjährig 23. Apr., 84 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	287	100	387	14.4*	5	endotroph, Dia. 200-300μ. Pilzzellen viel um den Zentralzylinder, Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	32	24	56	3.9	3	ohne
Prunus errulata var. *spontanea* (Rosaceae) Baum 25. Apr., 72 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	169	81	250	6.3	6	ohne
	aus steril. Boden	140	64	204	7.0	6	,,

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Mimosa pudica (Leguminosae) Kraut, einjährig 16. Mai, 75 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	974	159	1133	25.5	10	endotrorh, Dia. 240-380μ. Wurzelpilze in Zellen zum Teil fadenförmig, aber meist aufgelöst, kein Bakterienknöllchen.
	aus steril. Boden	21	28	49	2.1	2	ohne, kein Bakterienknöllcohen.
Ornithopus sativus (Leguminosae) Kraut, einjährig 7. Okt., 94 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	121	59	180	7.0*	15	endotroph, Dia. ca. 450μ. Mycelien in Zellen zum grössten Teil aufgelöst, viele Bakterienknöllchen.
	aus steril. Boden	12	9	21	3.0	3	ohne, wenige Bakterienknöllchen.
Geranium nepalense (Geraniaceae) Kraut, mehrjährig 1. Mai, 40 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	228	96	324	9.8*	6	endotroph, Dia. 220-250μ. Mycelien im Inneren der Rinde aufgelöst, im Äusseren fadenförmig.
	aus steril. Boden	4	3	7	1.8	1	ohne
Linum usitatissimum (Linaceae) Kraut, einjährig 16. Apr., 70 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	77	25	102	34.0	84	endotoph, Dia. 150-200μ. Pilze bleiben als Mycelfäden nur im Aussenteil der Rinde übrig.
	aus steril. Boden	6	7	13	6.0	24	ohne
Fagara schinifolia (R.taceae) Strauch, immergrün 15. Mai, 74 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	115	58	173	7.5	9	endotroph, Dia. 400-450μ. Pilzzellen viel in innerer Rinde und Mycelien, auch in Interzellularen.
	aus steril. Boden	17	16	33	3.2	3	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Ruta chalepensis (Rutaceae) Kraut, mehrjährig 2. Mai, 57 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	17	10	27	2.5	10	endotroph, Dia. ca. 250μ. Mycelien meist aufgelöst, aber in Interzellulren der Länge nach laufend.
	aus steril. Boden	4	3	7	1.3	5	ohne
Melia Azedarach var. *japonica* (Meliaceae) Baum 27. Mai, 73 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	243	86	329	11.1	8	endotroph, Dia. 250-300μ. Mycelien in Zellen fast aufgelöst.
	aus steril. Boden	29	14	43	7.5	2	ohne
Acalypha australis (Euphorbiaceae) Kraut, einjährig 14. Mai, 65 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	146	28	174	17.6	12	endotroph, Dia. 200-230μ. Hälfte der Mycelien aufgelöst, aber in Interzellularen fadenförmig vorhanden.
	aus steril. Boden	4	5	9	3.5	3	ohne
Rhus cylvestris (Anacardiaceae) Baum 27. Mai, 79 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	388	83	471	5.2	7	endotroph, Dia. 225-270μ. Mycelien in Zellen meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	33	20	53	2.2	3	ohne
Celastrus articulatus (Celastracaceae) Liane 1. Mai, 85 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	240	129	469	19.0	11	endotroph, Dia. 270-400μ. In dem Rindengewebe Zellen mit aufgelösten Mycelien zahlreich.
	aus steril. Boden	79	54	133	4.3	3	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Acer palmatum (Aceraceae) Baum 17. Mai, 90 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	241	52	293	12.5	12	endotroph, Dia. ca. 250μ, viel über ganzem Wurzelsystem.
	aus steril. Boden	63	28	91	4.5	4	ohne
Kaelreuteria paniculata (Sapindaceae) Baum 19. Mai, 49 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	195	113	308	5.5	4	endotroph, Dia. ca. 300μ, nicht gut entwickelt.
	aus steril. Boden	52	27	79	3.8	3	ohne
Rhamnella franguloides (Rhamnaceae) Strauch 7. Mai, 100 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	125	157	282	8.5	6	ohne
	aus steril. Boden	118	157	275	8.0	6	,,
Ampelopsis heterophylla (Vitaceae) Liane 13. Mai, 94 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	223	165	388	14.0	5	endotroph, Dia. ca. 400μ. Mycelien in Zellen zum grössten Teil aufgelöst, aber in Interzellularen der Länge nach laufend.
	aus steril. Boden	71	52	123	7.5	3	ohne
Cissus japonica (Vitaceae) Kraut, mehrjährig 25. Mai, 121 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	116	441	557	5.5	3	endotroph, Dia. 450-480μ. Mycelien fast aufgelöst.
	aus steril. Boden	2	9	11	2.0	1	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Hibiscus mutabilis (Malvaceae) Strauch 1. Mai, 89 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	151	94	245	3.0	6	endotroph, Dia. ca. 300μ. Mycelien in Interzellularen zahlreich.
	aus steril. Boden	8	11	19	1.3	2	ohne
Thea sinensis (Theaceae) Strauch, immergrün 10. Mai, 136 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	400	240	640	10.0	9	ohne. (Keimblätter beseitigt)
	aus steril. Boden	436	282	718	9.3	8	"
Viola mandshurica var. *ciliata* (Violaceae) Kraut, mehrjährig 7. Mai, 82 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	73	46	119	7.4*	7	endotroph, Dia. 220–340μ. Eine Reihe der Pilzzellen um die Endodermis besser entwickelt als andere Zellen des Rindengewebes. Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	3	4	7	1.2	2	"
Viola tricolor (Violaceae) Kraut, einjährig 9. Okt., 180 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	77	75	152	4.0*	8	endotroph, Dia. 150–280μ. Alle Mycelien in den Zellen fast aufgelöst.
	aus steril. Boden	5	6	11	0.9	4	ohne
Oenothera Lamarckiana (Oenotheraceae) Kraut, zweijährig 24. Okt., 161 Tag	aus steril. Boden mit Keimerde	309	246	555	4.0*	15	endotroph, Dia. ca. 250μ. Mycelien in Zellen fast aufgelöst.
	ans steril. Boden	22	7	29	0.4	4	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Aralia elata (Araliaceae) Baum • 19. Mai, 71 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	135	60	195	1.5	7	endotroph, Dia. 240–300μ. Mycelien in den Zellen im Innern der Rinde viel aufgelöst, im Äussern Pilzfäden übrig.
	aus steril. Boden	7	4	11	1.4	3	ohne
Fatsia japonica (Araliaceae) Strauch, immergrün 31. Mai, 97 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	363	93	456	2.5	4	endohroph, Dia. 390-480μ. Mycelien zum grössten Teil ausgelöst.
	aus steril. Boden	70	27	97	2.5	2	ohne
Torilis Anthriscus (Umbelliferae) Kraut, einjährig 9. Sept., 180 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	144	137	281	6.0*	9	endotroph, Dia. ca. 250μ. Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	2	2	4	0.6	2	ohne
Cornus controversa (Cornaceae) Baum 22. Juni, 93 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	184	135	319	8.0	12	endotroph, Dia. 380-500μ. Mycelien in den Zellen fast aufgelöst.
	aus steril. Boden	39	33	72	4.2	4	ohne
Vaccinium bracteatum (Ericaceae) Strauch, immergrün 27. Juni, 107 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	39	16	55	6.6	12	endotroph, sehr dünn, Dia. 80-100μ. Pilzführende Zelle nur auf Epidermiszellen beschränkt, welche viel grösser als die der inneren Rinde sind. Mycelien fast aufgelöst.
	aus steril. Boden	6	6	12	2.2	6	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Ardisia crispa (Myrsinaceae) Strauch, immergrün 7. Juli, 138 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	161	102	263	3.6	9	endotroph, Dia. 270–375μ. Mycelien etwas dick, zum Teil aufgelöst.
	aus steril. Boden	61	58	119	2.3	5	ohne
Lysimachia clethroides (Primulaceae) Kraut; mehrjährig 27. Juni, 52 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	62	22	84	3.5	9	endotroph, Dia. 200–270μ., viel über ganzem Wurzelsystem. Mycelien meist aufgelöst, zum Teil nicht.
	aus steril. Boden	2	2	4	0.2	4	ohne
Diospyros Kaki (Ebenaceae) Baum 19. Mai 126 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	643	545	1188	8.0	5	ohne
	aus steril. Boden	659	687	1346	7.5	5	,,
Styrax Obassia (Styracaceae) Baum 23. Apr., 106 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	1024	434	1458	14.3	6	endotroph, Mycelien in den Zellen grösstenteils aufgelöst, nur ein Teil nicht. (Keimblätter beseitigt)
	aus steril. Boden	601	369	970	10.3	4	ohne. (Keimblätter beseitigt)
Lochnera rosea (Apocynaceae) Kraut, einjährig 30. Juni, 46 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	67	18	85	6.8	10	endotroph, Dia. 200–300μ, viel über ganzem Wurzelsystem. Mycelien zum Teil aufgelöst.
	aus steril. Boden	2	2	4	2.0	3	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Cynanchum amplexicaule (Asclepiadaceae) Kraut, mehrjährig 14. Mai, 83 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	118	90	208	19.0	20	endotroph, Dia. 250–270μ. Pilzfäden in den Zellen fast aufgelöst, aber in Interzellularen der Länge nach laufend.
	aus steril. Boden	16	12	28	7.5	6	ohne
Pharbitis Nil (Convolvulaceae) Kraut, einjährig 31. Mai, 42 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	231	121	352	82.5	4	endotroph, Dia. 250-350μ, nur teilweise gefunden. Mycelien aufgelöst.
	aus steril. Boden	79	67	146	24.3	3	ohne
Anchusa sp. (Borraginaceae) Kraut, einjährig 23. Apr., 81 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	64	20	84	4.3	4	endotroph, Dia. ca. 250μ. Mycelien zum Teil fadenförmig übrig.
	aus steril. Boden	8	14	22	1.4	2	ohne
Clerodendron trichotomum (Verbenaceae) Strauch 19. Mai, 78 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	417	198	615	10.0	12	endotroph, Dia. 250-390μ. Mycelien in den Zellen grösstenteils aufgelöst, zum Teil nicht, in Interzellularen lebhaft und zahlreich.
	aus steril. Boden	115	122	237	4.5	6	ohne
Verbena officinalis (Verbenaceae) Kraut, mehrjährig 15. Mai, 131 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	24	9	33	2.8	12	endotroph, Dia. ca. 200μ, gut entwickelt. Mycelien in Interzellularen zahlreich.
	aus steril. Boden	1	1	2	0.5	4	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Brunella asiatica (Labiatae) Kraut, mehrjährig 15. Mai, 85 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	32	23	55	3.5	15	endotroph, Dia. 130–200μ. Mycelien in den Zellen meist aufgelöst, in Interzellularen lebhaft.
	aus steril. Boden	4	2	6	1.1	2	ohne
Perilla frutescens var. *crispa* (Labiatae) Kraut, einjährig 12. Mai, 67 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	254	106	360	9.0	10	endotroph, gut entwickelt, Dia. 200–230μ. Mycelien in den Zellen grösstenteils aufgelöst, zum Teil fadenförmig geblieben.
	aus steril. Boden	5	6	11	1.5	3	ohne
Capsicum annuum var. *acuminatum* (Solanaceae) Kraut, einjährig 17. Mai, 75 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	313	78	391	14.0	14	endotroph, gut entwickelt, Dia. 210–340μ. Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	11	7	18	2.8	3	ohne
Torenia concolor (Scrophulariaceae) Kraut, einjährig 25. Juli, 60 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	52	17	69	6.5	8	endotroph, Dia. 180–220μ, viel über ganzem Wurzelsystem. Pilzzellen verteilen sich in der Nähe der Endodermis. Mycelien teils aufgelöst, teils nicht.
	aus steril. Boden	2	1	3	0.8	4	ohne
Sesamum indicum (Pedaliaceae) Kraut, einjährig 3. Juni, 63 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	132	69	201	18.5	11	endotroph, Dia. 165–250μ. Mycelien grösstenteils aufgelöst, aber in Interzellularen lebhaft.
	aus steril. Boden	14	9	23	6.2	4	ohne

Tabelle II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Paederia chinensis (Rubiaceae) Liane 2. Mai, 95 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	262	74	336	37.0	18	endotroph, Dia. 160–300μ. Pilzfäden in den Zellen grösstenteils nicht aufgelöst.
	aus steril. Boden	32	15	47	4.5	6	ohne
Rubia hexaphylla (Rubiaceae) Kraut, mehrjährig 14. Mai, 98 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	89	75	164	17.0	36	endotroph, Dia. 300–450μ. Mycelien zum Teil aufgelöst.
	aus steril. Boden	15	51	66	9.0	8	ohne
Lonicera japonica (Caprifoliaceae) Strauch 2. Mai, 95 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	97	42	139	19.0	18	endotroph, Dia. ca. 350μ. Mycelien viel aufgelöst, wenig fadenförmig geblieben.
	aus steril. Boden	13	4	17	5.2	7	ohne
Luffa cylindrica (Cucurbitaceae) Kraut, einjährig 5. Juni, 45 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	606	122	728	75.5	9	endotroph, Dia. 230–350μ. Mycelien grösstenteils aufgelöst.
	aus steril. Boden	224	106	330	50.0	5	ohne
Adenophora verticillata (Campanulaceae) Kraut, mehrjährig 15. Mai, 95 Tage	ans steril. Boden mit Keimerde	26	33	59	3.0*	6	endotroph, Dia. 165–270μ, viel über ganzem Wurzelsystem. Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	2	4	6	0.6	2	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*).

Angiospermen, Dikotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Bidens bipinnata (Compositae) Kraut, einjährig 20. Mai, 64 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	165	68	233	8.5	8	endotroph, Dia. 250–300μ. Pilzzellen verteilen sich viel um die Endodermis. Mycelien grösstenteils aufgelöst.
	aus steril. Boden	21	18	39	5.6	3	ohne
Eclipta alba (Compositae) Kraut, einjährig 29. Mai, 92 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	160	63	223	10.7	13	endotroph, Dia. ca. 260μ, gut entwickelt. Mycelien zum grössten Teil aufgelöst, aber in Interzellularen lebhaft.
	aus steril. Boden	40	34	74	5.3	8	ohne

Angiospermen, Monokotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Avena sativa (Gramineae) Kraut, einjährig 9. Okt., 104 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	303	284	587	24.0*	9	endotroph, Dia. 200–300μ, viel über dem Wurzelsystem. Mycelien grösstenteils aufgelöst.
	aus steril. Boden	117	241	358	24.5	4	ohne
Hordeum sativum var. *hexastichon* (Gramineae) Kraut, einjährig 1. Apr., 49 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	44	40	84	10.8*	4	ohne
	aus steril. Boden	45	76	121	9.0	4	,,

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Monokotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Oryza sativa (Gramineae) Kraut, einjährig 12. Mai, 49 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	250	138	388	52.0*	7	endotroph, Dia. 165-200μ. Mycelien in den Zellen grösstenteils aufgelöst.
	aus steril. Boden	241	110	351	46.0	7	ohne
Pennisetum purpurascens (Gramineae) Kraut, mehrjährig 17. Juli, 48 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	389	362	751	23.0*	7	endotroph, Dia. 150-230μ. Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	167	115	282	28.0	5	ohne
Triticum sativum var. *vulgare* (Gramineae) Kraut, einjährig 1. Apr., 49 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	36	21	57	17.5*	3	endotroph, Dia. 150-200μ, nicht zu viel gefunden. Mycelien teils aufgelöst, teils nicht.
	aus steril. Boden	21	11	32	9.5	2	ohne
Zea Mays (Gramineae) Kraut, einjährig 25. Mai, 66 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	515	468	983	48.8*	5	endotroph, gut entwickelt, Dia. 300-370μ. Mycelien viel aufgelöst, zum Teil fadenförmig übrig.
	aus steril. Boden	329	402	731	45.0	4	ohne
Cyperus compressus (Cyperaceae) Kraut, mehrjährig 1. Juni, 42 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	161	59	220	27.5*	16	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	229	57	286	32.7	17	,,

TABELLE II (*Fortsetsung*)

Angiospermen, Monokotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwick'ung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Trachycarpus excelsus (Palmae) Baum, immergrün 5. Juni, 172 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	391	75	466	18.6*		ohne
	aus steril. Boden	349	75	424	18.4		,,
Arisaema serratum (Araceae) Kraut, mehrjährig 19. Mai, 78 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	16	4	20	3.3	1	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	28	10	38	3.7	1	,,
Pollia japonica (Commelinaceae) Kraut, mehrjährig 11. Juni, 55 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	142	52	194	12.0	10	ohne. (mykorrhizalose Pflanze)
	aus steril. Boden	160	61	221	12.0	10	,,
Hemerocallis minor (Liliaceae) Kraut, mehrjährig 4. Juli, 100 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	206	354	560	30.2*	7	endotroph, gut entwickelt, Dia. 300–350μ. Mycelien viel aufgelöst, zum Teil nicht.
	aus steril. Boden	79	286	365	16.0	2	ohne
Belamcanda chinensis (Iridaceae) Kraut, mehrjährig 29. Mai, 78 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	100	38	138	18.3*	8	endotroph, Dia. ca. 280μ, viel über ganzem Wurzelsystem. Mycelien grösstenteils aufgelöst.
	aus steril. Boden	47	37	84	10.0	3	ohne

TABELLE II (*Fortsetzung*)

Angiospermen, Monokotylen.

Pflanzen: Umpflanzung u. Kulturdauer	Pflänzchen	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzen	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Canna indica var. *orientalis* (Cannaceae) Kraut, mehrjährig 3. Aug., 70 Tage	aus steril. Boden mit Keimerde	1009	470	1479	33.0*	6	endotroph, gut entwickelt, Dia. 370–450μ. Mycelien meist aufgelöst.
	aus steril. Boden	519	164	683	26.0	5	ohne

Bei den Pflänzchen mit dem Zeichen * wurde die ganze Länge des oberirdischen Teils gemessen.

TABELLE III. Das Pflänzchenwachstum auf dem sterilisierten Boden, in welchen die Pilzdecke des Wurzelpilzes eingemischt worden ist.

Pinus Thunbergii — Umpflanzung 7. Juli; Züchtungsdauer 114 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Kurztrieb an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	106	96	202	5.8	9	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	108	75	183	6.3	9	„
Kontrolle	98	72	170	5.7	8	„

Quercus glauca — Umpflanzung 25. Apr.; Züchtungsdauer 151 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	1125	499	1624	11.0	10	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	978	531	1509	12.5	8	„
Kontrolle	950	552	1502	9.5	7	„

Morus bombycis — Umpflanzung 18. Mai; Züchtungsdauer 79 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	9	9	18	2.5	3	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	26	18	44	3.8	3	„
Kontrolle	4	6	10	1.6	3	„

Cinnamomum Camphora — Umpflanzung 31. Mai; Züchtungsdauer 109 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	389	126	515	10.7	10	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	275	131	406	10.0	7	„
Kontrolle	376	120	496	9.5	9	„

TABELLE III (*Fortsetzung*)

Mimosa pudica Umpflanzung 12. Mai; Züchtungsdauer 85 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	15	22	37	2.5	2	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	18	21	39	2.3	2	”
Kontrolle	5	6	11	1.6	2	”

Melia Azedarach var. *japonica* Umpflanzung 11. Juni; Züchtungsdauer 55 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	54	45	99	8.0	2	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	55	56	111	7.7	2	”
Kontrolle	12	17	29	6.4	1	”

Fatsia japonica Umpflanzung 31. Mai; Züchtungsdauer 94 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	27	14	41	2.3	2	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	36	16	52	2.3	2	”
Kontrolle	37	16	53	2.4	2	”

Perilla frutescens var. *crispa* Umpflanzung 12. Mai; Züchtungsdauer 67 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	43	22	65	2.5	4	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	9	6	15	1.7	4	”
Kontrolle	7	5	12	1.8	4	”

TABELLE III (*Fortsetzung*)

Capsicum annuum var. *acuminatum* — Umpflanzung 18. Mai; Züchtungsdauer 66 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	103	68	171	13.5	10	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	17	9	26	6.0	4	"
Kontrolle	8	7	15	2.4	3	"

Oryza sativa (Bergreis) — Umpflanzung 12. Mai; Züchtungsdauer 49 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	390	251	641	58.0	17	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	369	249	618	58.0	14	"
Kontrolle	223	155	378	39.0	8	"

Boehmeria japonica — Umpflanzung 7. Juli; Züchtungsdouer 39 Tage

Steril. Boden	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwidklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Sophora*	3	3	6	1.1	3	ohne
mit Pilzdecke von *Fusarium* aus *Pennisetum*	3	2	5	0.8	3	"
Kontrolle	3	1	4	0.9	2	"

TABELLE IV. Die wachstumregulierende Wirkung für die Pflänzchenwurzel, welche in die mit Ätherauszug des Wurzelpilzes (*Fusarium*) hergestellte Emulsion getaucht wurde.

Mimosa pudica — Umpflanzung 22. Mai; Züchtungsdauer 53 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Auszug vom aus *Canavalia* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L	15	16	31	1.5	2	ohne
Auszug vom aus *Sophora* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L	14	16	30	1.5	2	"
Heteroauxin, 30 γ/L	4	6	10	1.3	2	"
α-Naphthalin Essigsäure, 5 γ/L	5	7	12	1.4	2	"
Kontrolle	16	16	32	1.3	2	"

TABELLE IV (*Fortsetzung*)

Ornithopus sativus — Umpflanzung 28. Aug. — Züchtungsdauer 52 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Canavalia* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	43	29	72	10.8	7	ohne
Auszug vom aus *Sophora* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	11	16	27	6.2	5	"
Auszug von *Aspergillus oryzae*, 300 mg/L	14	12	26	7.5	4	"
Kontrolle	13	12	25	5.8	3	"

Ornithopus sativus — Umpflanzung 5. Apr. — Züchtungsdauer 71 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Canavalia* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	83	86	169	17.7	9	ohne
Kontrolle	33	43	76	8.2	4	"

Lupinus luteus — Umpflanzung 5. Apr. — Züchtungsdauer 71 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Canavalia* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	582	314	896	22.0	17	ohne
Kontrolle	362	256	618	14.0	11	"

Perilla frutescens var. *crispa* — Umpflanzung 2. Mai — Züchtungsdauer 52 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykotrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Sophora* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	7	5	12	2.2	4	ohne
Auszug vom aus *Pennisetum* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	11	6	17	2.3	4	"
Heteroauxin, 30 γ/L	4	6	10	1.8	3	"
α-Naphthalin Essigsäure, 5 γ/L..	5	6	11	1.7	3	"
Kontrolle	5	6	11	1.8	3	"

TABELLE IV (*Fortsetzung*)

Capsicum annuum var. *acuminatum* — Umpflanzung 2. Mai; Züchtungsdauer 52 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Sophora* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	7	5	12	2.2	4	ohne
Auszug vom aus *Pennisetum* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	11	6	17	2.3	4	"
Heteroauxin, 30 γ/L	10	8	18	2.7	3	"
α-Naphthalin Essigsäure, 5 γ/L ..	8	7	15	2.4	3	"
Kontrolle	8	7	15	2.2	3	"

Oryza sativa (Bergreis) — Umpflanzung 2. Mai; Züchtungsdauer 45 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Sophora* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	313	197	510	49.0	8	ohne
Auszug vom aus *Pennisetum* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	403	212	615	51.0	8	"
Heteroauxin, 30 γ/L	142	127	269	39.0	7	"
α-Naphthalin Essigsäure, 5 γ/L ..	193	193	386	44.0	7	"
Kontrolle	223	155	378	39.0	8	"

Cyperus compressus — Umpflanzung 22. Mai; Züchtungsdauer 32 Tage

Der Wurzel-behandelte Stoff	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Auszug vom aus *Sophora* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	154	59	213	25	14	ohne
Auszug vom aus *Pennisetum* isolierten Wurzelpilz, 300 mg/L..	106	42	148	25	13	"
Kontrolle	428	196	624	33	20	"

TABELLE V. Düngung für die mykorrhizafreien Pflänzchen.

Pinus Thunbergii — Umpflanzuug 7. Juli; Züchtungsdauer 114 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	151	97	248	6.3	7	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	101	64	165	5.6	8	„
Steril. Boden mit Keimerde	134	87	221	6.5	8	mit
Steril. Boden	98	68	166	5.2	7	ohne

Quercus glauca — Umfanzung 25. Apr.; Züchtungsdauer 151 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	1264	484	1748	15.5	10	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	813	402	1215	15.0	8	„
Steril. Boden mit Keimerde	2308	1015	3323	16.5	23	mit
Steril. Boden	950	552	1502	9.5	7	ohne

Morus bombycis — Umpflanzung 18. Mai; Züchtungsdauer 79 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	302	88	390	17.2	8	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	39	22	61	4.2	4	„
Steril. Boden mit Keimerde	289	81	370	16.8	8	mit
Steril. Boden	4	6	10	1.6	3	ohne

Cinnamomum Camphora — Umpflanzung 31. Mai; Züchtungsdauer 109 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	319	145	464	8.7	7	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	343	124	467	9.0	8	„
Steril. Boden mit Keimerde	1792	592	2384	26.5	30	mit
Steril. Boden	376	120	496	9.5	9	ohne

TABELLE V (*Fortsetzung*)

Mimosa pudica — Umpflanzung 12. Mai; Züchtungsdauer 85 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zhal	Mykorrhiza
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	20	30	50	3.0	3	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	16	27	43	2.2	2	"
Steril. Boden mit Keimerde	385	139	524	13.2	8	mit
Steril. Boden	5	6	11	1.6	2	ohne

Melia Azedarach var. *japonica* — Umpflanzung 11. Juni; Züchtungsdauer 55 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklueg: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	188	93	281	9.9	4	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	7	7	14	6.0	1	"
Steril. Boden mit Keimerde	210	78	288	10.0	6	mit
Steril. Boden	12	17	29	6.4	1	ohne

Fatsia japonica — Umpflanzung 31. Mai; Züchtungsdauer 94 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	49	20	69	2.6	2	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	43	17	60	2.4	2	"
Steril. Boden mit Keimerde	275	71	346	2.5	3	mit
Steril. Boden	37	16	53	2.4	2	ohne

Boehmeria japonica — Umpflanzung 7. Mai; Züchtungsdauer 39 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg: Spross	Wurzel	Ganzes	Entwicklung: Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	Mykorrhiza
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	73	17	90	4.0	9	ohne
Steril. Boden, mit PRIANICSHNIKOW. Nährlösung gedüngt	10	4	14	1.0	6	"
Steril. Boden mit Keimerde	2	1	3	1.0	2	"
Steril. Boden	3	1	4	1.0	2	"

TABELLE VI. Düngung für die mykorrhizatragenden Pflänzchen.

Mimosa pudica Umpflanzung 22. Mai, Züchtungsdauer 53 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden mit Keimerde, mit KNOP. Nährlösung gedüngt ..	847	151	998	17.5	14	mit
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt..............	16	28	44	1.5	3	ohne
Steril. Boden mit Keimerde	402	68	470	13.0	9	mit
Steril. Boden	16	25	41	1.6	3	ohne

Perilla frutescens var. *crispa* Umpflanzung 2. Mai, Züchtungsdauer 52 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden mit Keimerde, mit KNOP. Nährlösung gedüngt ..	703	237	940	14.5	20	mit
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	122	58	180	6.0	8	ohne
Steril. Boden mit Keimerde	209	75	284	7.5	10	mit
Steril. Boden	7	5	12	2.0	4	ohne

Capsicum annuum var. *acuminatum* Umpflanzung 22. Mai, Züchtungsdauer 53 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Stämmchen in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden mit Keimerde, mit KNOP. Nährlösung gedüngt ..	1423	575	1998	27.0	52	mit
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	215	75	290	14.0	26	ohne
Steril. Boden mit Keimerde	382	163	545	16.5	30	mit
Steril. Boden	14	8	22	3.5	4	ohne

Oryza sativa (Bergreis) Umpflanzung 2. Mai, Züchtungsdauer 45 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden mit Keimerde, mit KNOP. Nährlösung gedüngt ..	781	413	1194	60.0	14	mit
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	533	217	750	60.0	10	ohne
Steril. Boden mit Keimerde	419	213	632	51.0	10	mit
Steril. Boden	204	173	377	39.0	9	ohne

TABELLE VI (*Fortsetzung*)

Cyperus compressus — Umpflanzung 22. Mai; Züchtungsdauer 32 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden mit Keimerde, mit KNOP. Nährlösung gedüngt ..	407	165	572	30.0	24	ohne
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	555	230	785	35.0	21	"
Steril. Boden mit Keimerde	398	142	540	34.0	20	"
Steril. Boden	428	196	624	33.0	20	"

Pollia japonica — Umpflanzung 22. Mai; Züchtungsdauer 37 Tage

Boden u. Düngung	Trockengewicht des Pflänzchens in mg			Entwicklung		Mykorrhiza
	Spross	Wurzel	Ganzes	Oberirdisch. Teil in cm	Blätter an Zahl	
Steril. Boden mit Keimerde, mit KNOP. Nährlösung gedüngt ..	163	59	222	2.5	6	ohne
Steril. Boden, mit KNOP. Nährlösung gedüngt	222	60	282	3.0	7	"
Steril. Boden mit Keimerde	96	33	129	2.5	7	"
Steril. Boden	102	32	134	2.5	7	"

Erklärung der Tafel II

Das mykorrhizatragende und mykorrhizafreie Pflänzchen; rechts Pflänzchen auf dem sterilisierten Boden, links Pflänzchen auf demjenigen mit Keimerde.

Fig. 1. Pflänzchen von *Cryptomeria japonica*, 98 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 2. Pflänzchen von *Cinnamomum Camphora*, 125 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 3. Pflänzchen von *Agrimonia japonica*, 84 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 4. Pflänzchen von *Geranium nepalense*, 40 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 5. Pflänzchen von *Linum usitatissimum*, 70 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 6. Pflänzchen von *Melia Azedarach* var. *japonica*, 73 Tage nach Umpflanzung.

Erklärung der Tafel III

Das mykorrhizatragende und mykorrhizafreie Pflänzchen; rechts Pflänzchen auf dem sterilisierten Boden, links Pflänzchen auf demjenigen mit Keimerde.

Fig. 1. Pflänzchen von *Celastrus articulatus*, 85 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 2. Pflänzchen von *Oenothera Lamarckiana*, 180 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 3. Pflänzchen von *Clerodendron trichotomum*, 78 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 4. Pflänzchen von *Capsicum annuum* var. *acuminatum*, 75 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 5. Pflänzchen von *Bidens bipinnata*, 46 Tage nach Umpflanzung.
Fig. 6. Pflänzchen von *Belamcanda chinensis*, 78 Tage nach Umpflanzung.

1





2

3



4



5



6





1



2

3

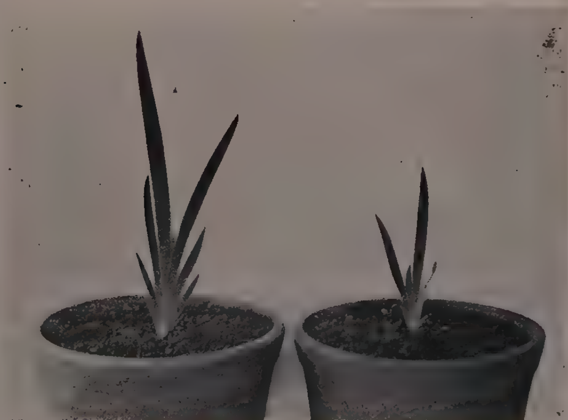


4



5





6

Untersuchungen über den Mechanismus der Schleuderbewegung der Sojabohnen-Hülse

Von Masami MONSI

Mit 11 Textabbildungen und 18 Tabellen

(Eingegangen am 12. Oktober 1942)

Daß die meisten reifen Papilionaceen-Hülsen krachen, wenn sie stark ausgetrocknet werden, und darauf das schraubenförmige Tordieren der zwei abgespaltenen Tochterklappen durch weitere Trocknung erfolgt, ist seit alters her eine der für den Menschen vertrautesten Erscheinungen. Daher haben eine Anzahl von Autoren, besonders KRAUS (1866), HILDEBRAND (1873), STEINBRINCK (1878, 1883, 1891, 1906, 1913), ZIMMERMANN (1881) u.a. schon sehr früh über den Mechanismus untersucht, und wir können schöne zusammengefaßte Erörterungen in den Werken von BENECKE-JOST (1923), HABERLANDT (1924) und v. GUTTENBERG (1926) oder BÜNNING (1939) lesen. Aber die Untersuchungen pflegten fast stets nur anatomisch oder in sog. „physiologisch-anatomisch", ohne gründliche physikalisch-physiologische Betrachtungen ausgeführt zu werden. Nach den oben erwähnten Untersuchungen ist es jedoch heutzutage ganz klar, daß die Hauptursache des Aufspringens die durch die Schrumpfung des harten Innengewebes hervorgerufene Spannung der Hülse ist, und daß die schiefe Richtung der Gewebeelemente zur Hülsenachse die Schraubenform der Hülse bestimmt. Aber über den Wassergehalt beim Aufspringen, das Schrumpfungsvermögen der wirksamen Gewebe, und auch über die Festigkeit oder Elastizität derselben können wir noch jetzt fast nichts Genaues sagen.

In der vorliegenden Arbeit untersuchte ich mit der Hülse der Sojabohne, *Glycine Max* MERRILL, zuerst über den anatomischen Bau und die submikroskopische Struktur, dann über die hygroskopischen Eigenschaften, das Schrumpfungsvermögen und auch die Elastizität, um diese Anhaltspunkte etwas klar zu machen.

I. Mikroskopische und submikroskopische Struktur der Sojabohnen-Hülse

1. Mikroskopische Untersuchungen

Die bedienten Sojabohnen-Hülsen waren etwa 3–4 cm lang und 1 cm breit und enthielten gewöhnlich 2 oder 3 Bohnen. Die äußere Fläche ist

mit dichten, 1 mm oder längeren, einzellularen Haaren bedeckt. Im grünen jungen Zustand können wir auch Spaltöffnungen darauf sehen.

Die anatomische Struktur der Papilionaceen-Hülse ist seit früher verschiedentlich untersucht worden (hierüber vgl. HABERLANDT 1924 u. v. GUTTENBERG 1926), und sie ist durch eine innere Hartschicht oder das sog. „Bewegungsgewebe" charakterisiert, dessen faserartige Zellen, mit weißer verholzter Dickenwand, sich schief zur Hülsenachse reihen. Dieses Gewebe kommt an fast allen Arten vor, aber seine Entwicklung ist manchmal an einigen Arten, z.B. *Vicia Faba*, zu schwach, um die Hülse zum Aufspringen zu bringen. Noch ein anderes mechanisches Gewebe, das sog. „Widerstandsgewebe", finden wir im Außenteil der Hülse epidermal oder subepidermal, jedoch ist dessen feiner Bau von Art zu Art von einander verschieden. Darüber wolle ich hier wie unten tabellarisch zusammenfassen.

TABELLE 1. Zusammenfassung der anatomischen Beschaffenheiten der Papilionaceen-Hülsen.

Differenzierung der Hülsengewebe	Arten	Autoren
A. Ohne Bewegungsgewebe	*Arachis hypogaea*	MONSI
B. I. Einfaches System (Ohne Widerstandsgewebe)	*Lupinus luteus*	SCHOENICHEN (1924)
II. Doppeltes System	*Lathyrus latifolius*	HABERLANDT (1924)
1. Einschichtiges Widerstandsgewebe	L. (*Orobus*) *vernus*	ZIMMERMANN (1881)
	Lotus corniculatus	TAKAHASI (1936)
a. Epidermal	*Pisum sativum*	KRAUS (1866) MONSI
	Vicia Orobus	KRAUS (1866)
	V. *sativa*	MONSI
b. Subepidermal	*Glycine Max*	MONSI
	Phaseolus vulgaris	KRAUS (1866)
2. Mehrschichtiges Wilderstandsgewebe	*Caragana arborescens*	ZIMMERMANN (1881) BRAUNER (1932)
III. Tripliertes System	*Wistaria floribunda*	TERADA, HIRATA u. UTIGASAKI (1933) MONSI

Das Widerstandsgewebe (W) der Sojabohnen-Hülse entsteht aus einer Schicht von prosenchymatischen Zellen, die unmittelbar unter den kleinen isotropen Epidermiszellen (E_a) liegen. Die Zellen reihen sich schief zur Hülsenachse in einem Winkel von +41°. Mikrochemisch reagiert die Zellmembran wie schon von ZIMMERMANN (1881) beschrieben als Zellulose. Sie ist polarisationsoptisch positiv; es bedeutet, daß die meisten Zellulose-Mizellen in der Zellwand im wesentlichen parallel zur Längsachse oder axial sich anordnen. Die Membran zeigt im Querschnitt

auch schwache Anisotropie: die Subtraktionsfarbe kommt in der Richtung der Z'-Achse des Gipsplättchens vor (vgl. FREY-WYSSLING 1935, Abb. 20, I, b. oder faserähnliche Struktur).

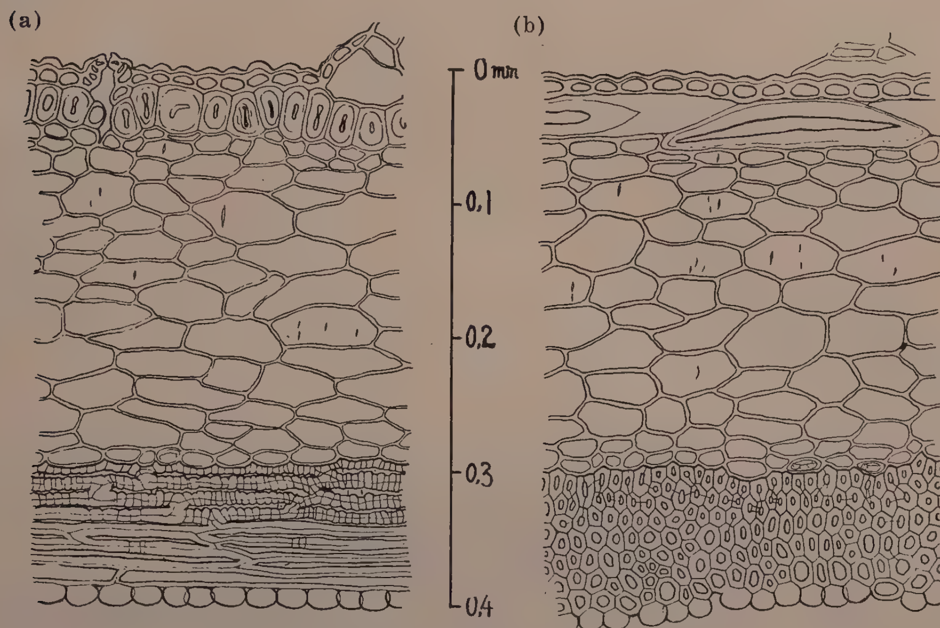


Abb. 1. Querschnitt der Hülse (etwas jung) von *Glycine Max*. (a) B//, (b) W//.

Dicht unter dem W liegt ein Parenchym (P), das aus etwa 10 Schichten gelb-braunen Zellen entsteht. Die Zellform ist keine völlige Kugel, sondern ein Ellipsoid, dessen Längsachse sich senkrecht zur Hülsenachse richtet. Die Zellwand ist optisch nicht ganz statisch isotrop, sondern negativ, jedoch die Interferenzfarbe verhältnismäßig schwach. Danach ist es ohne weiteres ausgeschlossen, daß die Hauptrichtung der mizellaren Anordnung in der Zellwand als das Ganze quer zur Zellenlängsachse sein muß. Die spaltenförmigen Tüpfel, deren Richtung den Verlauf der Mizellarreihen andeutet (HABERLANDT, 1924, S. 514), sind quer zur Längsachse gerichtet.

TABELLE 2. Fasser- und Zellenrichtung in der Sojabohnen-Hülse.

Hülse	W zur Hülsenachse	P zur Hülsenachse	B zur Hülsenachse	Winkel zwischen W und B
1	+40°	−90°	−52°	92°
2	+36°	−92°	−58°	94°
3	+44°	−90°	−58°	102°
4	+43°	−89°	−55°	98°
5	+42°	−91°	−54°	96°
Im Mittel	+41°	−90°	−55°	96°

Die Hartschicht oder das Bewegungsgewebe (B) der *Glycine*-Hülse besteht aus 5–8 parallelfaserigen Zellschichten. Die Zellen laufen fast quer zum W (durchschnittlich 96°), oder schief zur Hülsenachse in einem Winkel von –55°. Die weiße Zellwand zeigt die Reaktion der verholzten Membran, wie schon ZIMMERMANN (1881) berichtete. Diese Hartschicht wird polarisationsoptisch leicht in zwei Schichten unterschieden (vgl. Abb. 2). Die äußeren, das Parenchym berührenden 1–3 Zellschichten sind optisch negativ, die inneren 3–5 dagegen positiv. Diese Unterscheidung ist schon früher von STEINBRINCK (ausführlich in 1913) und ZIMMERMANN (1881) gemacht worden, d.h. die äußeren weisen die „Flach- oder Querstruktur“ mit annährend quer gelagerten Tüpfeln auf, aber die inneren die „Steilstruktur“ (nach HABERLANDT) oder „Längsstruktur“ (nach GUTTENBERG) mit längs oder steil-schräg verlaufenden Tüpfeln. Die optische Anisotropie der Zellwand ist in der Querschnittansicht an der ersteren stärker als an der letzteren, welche in dieser Ansicht bisweilen ganz optisch isotrop ist. An beiden kommt wie an

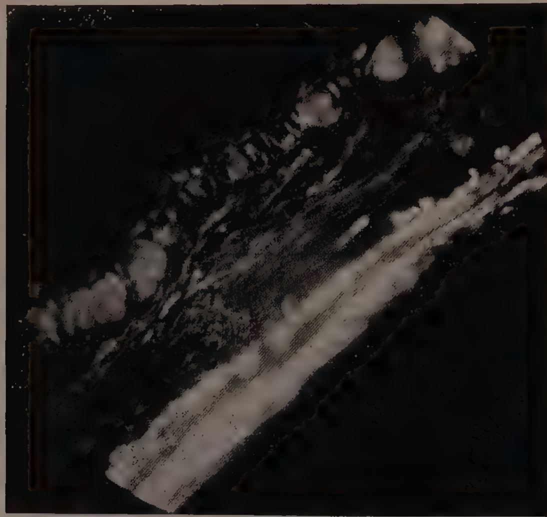


Abb. 2. B//–Querschnitt der *Glycine*-Hülse, zwischen gekreuzten Nikol. Der Unterschied von B_Q (ziemlich hell) und B_L (am hellsten) ist deutlich.

den Widerstandszellen auch in der Richtung der Z′-Achse des Gipsplättchens die Subtraktionsfarbe vor. Diese optischen Eigenschaften deuten es an, daß sich die Zellulose-Milzellen in der Querstruktur-Schicht (B_Q) tangential [vgl. FREY-WYSSLING 1935, Abb. 20. II. b (oder c) oder Röhrenstruktur] anordnen, aber bei der Längsstruktur-Schicht (B_L) axial (a.a.O. I.a. oder b, oder Faserstruktur oder faserähnliche Struktur). Die innere Epidermis (E_i) besteht aus einer Schicht von dünnwandigen, kugeligen Zellen, und es scheint, daß sie bei der Quellungsbewegung keine

Rolle zuspielen vermag. Das Klappengewebe (K), besonders das wassergetränkte, kann in zwei Schichten, d.h. die Außenschicht ($A=E_a+W+P$) und die Innenschicht ($I=B+E_i$) nicht so schwer abgesondert werden.

An der Bauchnaht (N_B) und Rückennaht (N_R) laufen je zwei Gefäßbündel parallel, wie an *Lupinus* von HILDEBRAND (1878) bezeichnet. Am Phloem kommt je ein mechanisches Gewebe oder Bastfaserbündel vor. Zwischen die nebeneinander laufenden mechanischen Gewebe tritt ein parenchymatisches Trennungsgewebe hinein. An der Bauchnaht entwickelt sich sowohl jenes, als auch dieses, besser als an der Rückennaht. Die Wand der betreffenden Bastfaser ist optisch positiv, daher müßten sich die Zellulose-Mizellen im großen und ganzen axial anordnen (a.a.O. I. b).

Die Entwicklung von B_L und W kommt später als die von P und B_Q, und besonders die Membranverdickung von W in der letzten Zeit der Bohnenreife vor. Im Hülsenparenchym von *Vicia sativa* befinden sich zahllose Stärkekörner, dabei bleibt die Zellwand der Epidermiszellen (=Widerstandsgewebe) noch dünn. Nach völliger Reife verschwinden die Stärkekörner völlig, trotzdem die Membran von W sich sehr dick entwickelt hat. Dasgleiche konnte ich auch bei *Glycine* und *Wistaria* beobachten, aber im *Glycine*-Fall sind keine Stärkekörner vorhanden. SCHNEIDER (1935) berichtete, daß das Trockengewicht der *Lathyrus silvester*-Hülse bei der Reife keine Gewichtsabnahme erleidet. Dies scheint die oben beschriebene Beobachtung sehr gut zu bestätigen. Die Richtungen von W und B sind schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium bestimmt. Ich konnte mit der sehr jungen, etwa 1,5 cm langen Hülse von *Glycine* die Kreuzung der Anlagezellen von W und B beobachten, die betreffs der Beschaffenheit der Zellwand noch in Parenchymzellen ganz unterschiedlos sind.

2. Versuche mit Röntgenstrahlen

Zur gründlichen Aufklärung der molekularen Strukturen werden heutzutage öfters Röntgenogramme angewandt. An Pflanzengeweben, besonders Fasern, können wir die mizellare Struktur der Zellwand nach dem eigentlichen Zellulosediagramm sehr leicht anerkennen. Das Faserstruktur-Diagramm wurde zuerst von NISHIKAWA und ONO im Jahre 1913 mit Hanffaser und Bambushalm aufgenommen. Die Benutzung von Röntgenstrahlen zur Untersuchung der mizellaren Struktur der Pailionaceen-Hülsen haben TERADA, HIRATA und UTIGASAKI (1933) bei *Wistaria* zuerst versucht.

Vergleichshalber nahme ich zuerst das Diagramm der Hanffaser auf, welches ganz identisch mit dem der Ramiefaser (vgl. FREY-WYSSLING 1935 Abb. 2, c) ist, oder es ist dasselbe für die Zellulosefaser eigentümliche

Faser- oder 4-Punkt-Diagramm. Die Basiszelle der Hanffaser-Zellulose wird aus dem Bild nach der BRAGGschen Formel als ein Kubus von

$$a = 8{,}2\,\text{Å}\,,$$
$$b = 10{,}3\,\text{Å}\,,$$
$$c = 7{,}8\,\text{Å}\,,$$
$$\beta = 84^\circ\,,$$

berechnet, und die Größe übereinstimmt sehr gut mit der von MEYER und MARK (zitiert von FREY-WYSSLING 1935) gewonnenen, d.h. a=8,3Å, b=10,3Å, c=7,9Å und β=84°.

Das 4-Punkt-Diagramm wird in den Fällen aufgenommen, wo alle Zellulose-Mizellen sich streng zu einer bestimmten Richtung, meistens parallel zur Zellenlängsachse (Faserstruktur) anordnen. Die Punkte stellen sich in einer zur Mizellarreihe senkrechten Linie auf. Wenn die Richtung der Mizellen ganz regellos ist, so wird ein Ringdiagramm aufgenommen. Bei der mäßigen mizellaren Zerstreuung haben wir weit dispergierte 4-Punkte oder 4-Flecke, deren Breite das Zerstreuen der Mizellen bedeutet. In einigen Fällen kommt die 4-Punkt-Reihe in der gleichen Richtung mit der Zellenachse vor. Es bedeutet, daß die Mizellen hauptsächlich zur Zellwand quer sich reihen, mit anderen Worten die Wand die „Querstruktur" hat. Bisweilen ist die mizellare Anordnung schief in der Zellwand, oder die Zellwand zeigt Schraubenstruktur (z.B. bei Baumwollen, Koniferentracheiden und Palmfasern; vgl. FREY-WYSSLING 1935). So richten sich auch die 4-Punkte zur Zellenachse schief, und dabei pflegen sich symmetrisch noch eine oder mehrere 4-Punkt-Reihen darauf zu verdoppeln. Ein schönes Diagramm können wir mit dem Bastfaserbündel des Blattstiels von *Trachycarpus excelsus* („Syuro"-Faser), eine Art von Palmfasern aufnehmen, das in Abb. 3 (2) gezeigt wird.

Es dürfte nicht ganz zwecklos sein, die Versuchsergebnisse von TERADA, HIRATA und UTIGASAKI mit der *Wistaria*-Hülse im folgenden einmal kurz zu beschreiben, um sie mit dem Röntgendiagramm von *Glycine* zu vergleichen. Das Widerstandsgewebe von *Wistaria* besteht aus zwei mit einander fast senkrecht gekreuzten Schichten. Die braune hypodermale Schicht (W_1) entspricht dem W von *Glycine*, jedoch ist jene mehrschichtig. Die Zellwand zeigt die Reaktion der Zellulose und ist optisch positiv. Das Röntgendiagramm des W_1 ist ein ziemlich scharfes 4-Punkt-Diagramm, oder es bedeutet, daß die Zellen die Faserstruktur haben. Aber die weiße verholzte innere Schicht (W_2) besteht aus den mit quer gelagerten Tüpfeln charakterisierten, verhältnismäßig kurzen Zellen. Sie scheint ihren Ursprung in den Bastfasern zu nehmen, oder sie

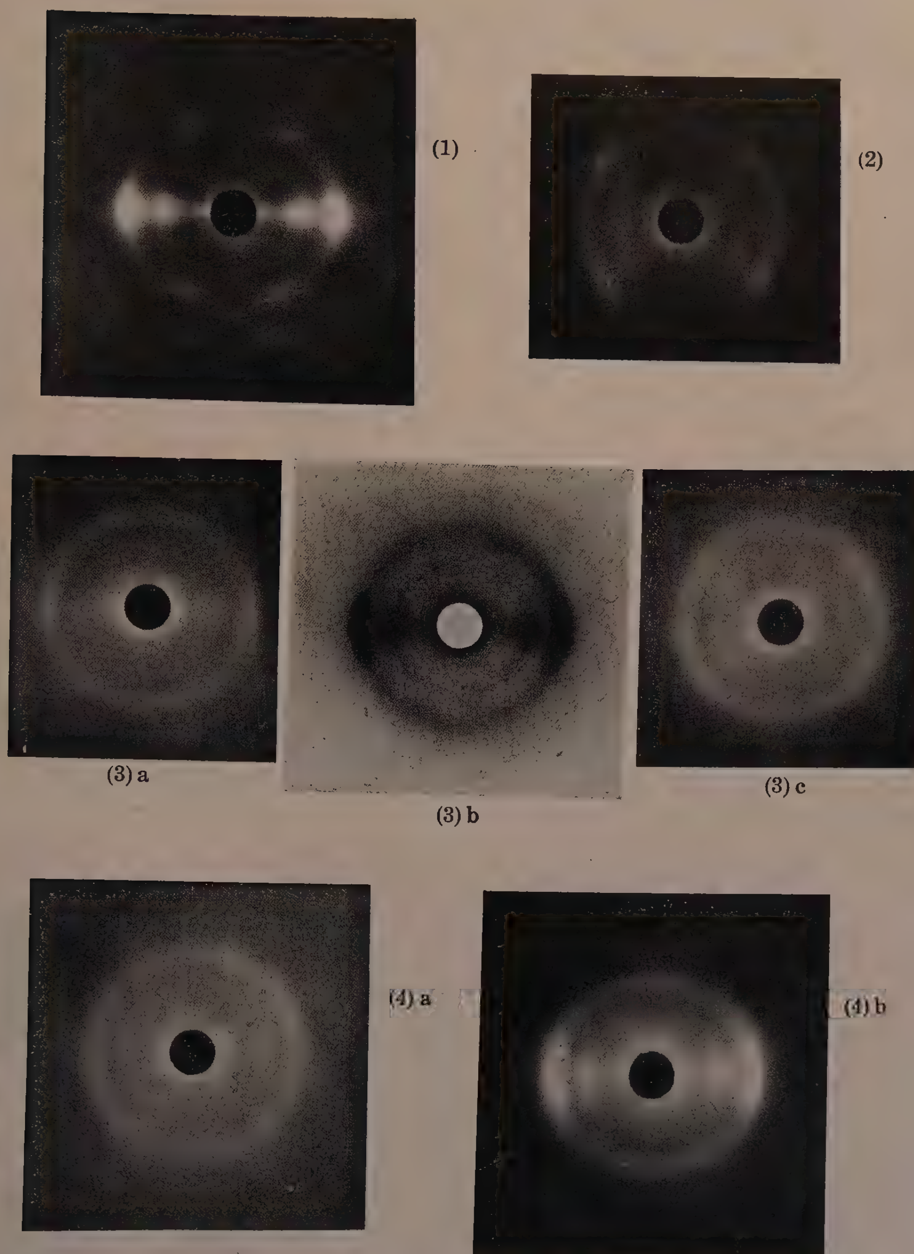


Abb. 3. Röntgendiagramme. (1) Hanffaser. (2) *Trachycarpus*-Faser. (3) *Glycine*-Hülse, a. Außenschicht, b. Bewegungsgewebe, c. Bastfaser der Bauchnaht. (4) *Wistaria*-Hülse, a. B_Q, b. B_L.

entspricht vielmehr dem mechanischen Gewebe der Nähte im Fall von Sojabohnen. Die Wand ist optisch negativ. Das Röntgendiagramm kommt mit W_2 nicht so scharf wie beim W_1 vor, und es ist bemerkenswert, daß die Richtung des Diagramms zur Zellenachse sich quer richtet. Mit wiederholtem Versuche konnte ich ein ganz gleiches Bild annehmen. Aus diesen Versuchen ist ohne weiteres zu schließen, daß die Hauptrichtung der Mizellen in W_2 zur Zellenachse senkrecht ist. Innerhalb des W_2 kommt eine dicke Parenchymschicht vor, deren Zellen wie an *Glycine* zur Hülsenachse quer sich reihen, und optisch negativ sind. Das Bewegungsgewebe ist ganz identisch mit dem von *Glycine*, aber die Dicke beträgt bisweilen bis zu 0,8 mm oder mehr. Die äußere Schicht (B_Q), an der quer gerichtete Tüpfel sehr deutlich gefunden werden, ist optisch negativ, aber die innere, Längsstruktur habende (B_L) optisch positiv. An dem Röntgendiagramm des ganzen Bewegungsgewebes können wir sehr starke 4-Flecke und einen Ring sehen, dessen Durchmesser mit dem Abstande der äußeren Flecke identisch ist.

An *Glycine* versuchte ich mit der abgesonderten Außen- und Innenschicht. Aber eine Schicht allein ist zu dünn, um das Röntgendiagramm deutlich aufzunehmen, so setzte ich in vertikaler Richtung drei bis fünf Gewebestückchen aufeinander, die parallel zu den Widerstands- bzw. Bewegungszellen abgeschnitten sind. Der Abstand zwischen dem Versuchsmaterial und der Röntgen-Filmfläche war 3,35 cm; freilich wurde er mit der Dicke des Materials korrigiert. Die charakteristischen Röntgenstrahlen von Cu. Kα (λ=1,539Å) wurden im vorliegenden Versuche gebraucht.

Das Röntgendiagramm der Außenschicht von *Glycine* ist ein Ring mit zwei horizontal reihenden Schwarzflecken [s. Abb. 3 (3)a]. Vergleicht man es mit dem des W_1 von *Wistaria*, so ist es mit Sicherheit zu behaupten, daß die zwei Flecke von dem W selbst hervorkommen, jedoch sehr hell sind, weil die Zellage nur eine Schicht ist. D.h. die Mizellen reihen sich im W, wie polarisationsoptisch bestellt, parallel zur Zellenachse oder axial. Der Ring dürfte durch die Reflektion der nicht so regelmäßig angeordneten Mizellen der Parenchymzellen verursacht sein.

Durch das Bewegungsgewebe wurde ein Röntgendiagramm aufgenommen, welches mit doppelten Ringen und mit einer horizontalen Reihe von dunklen 4-Flecken charakterisiert ist [s. Abb. 3 (3)b]. Dies deutet an, daß sich im B zwei Arten von Mizellarreihen befinden können, von denen die eine ziemlich streng axial, die andere vielmehr tangential ist. Der Innenring, der aus zahlreichen kleinen Strichen zusammengesetzt ist, scheint aber nicht von Zellulose-Molekulen verursacht zu sein, sondern er hat seinen Ursprung in den Kalziumoxisalat-Kristalliten, die an der Außenseite des Bewegungsgewebes festkleben.

Das Bewegungsgewebe können wir, wie schon beschrieben, polarisa-

tionsoptisch sehr deutlich in zwei Schichten, B_Q und B_L, unterscheiden. Um das durch den Versuch mit Röntgenstrahlen zu bestätigen, benutzte ich das isolierte B_Q und B_L von *Wistaria*, weil das Bewegungsgewebe von *Glycine* selbst so dünn ist, daß es in B_Q und B_L sehr schwer abgesondert wird. Das B_Q gibt ein Ring-Diagramm, das an seiner horizontalen Richtung unbedutend dunkler als an der vertikalen ist [S. Abb. 3(4)a]. Durch B_L kommt eine horizontale Reihe von 4-Flecken allein vor, die mit derselben im Diagramm von TERADA, HIRATA und UTIGASAKI ganz identisch ist. Beide Diagramme zeigen uns, daß sich die Mizellen im B_Q regellos, aber im B_L ausschließlich axial anordnen.

Am Prosenchym der Bauch- und Rückennaht nehmen wir ein Ring-Diagramm auf. Aber die 4-Punkt-Reihe dürfte sich nicht gerade horizontal richten, sondern das Bild dürfte im Vergleich zum Schrauben-Diagramm von *Trachycarpus* [Abb. 3(2)] und von *Chamaecyparis pisifera*-Holz aus symmetrisch voneinander gekreuzten doppelten 4-Punkt-Diagramme entstanden sein. Der mizellare Steigungswinkel dieser drei Bastfaserbündel und der Tracheiden von *Chamaecyparis* ist einander fast gleich wie aus Tab. 3 ersichtlich. Noch in derselben Tabelle finden wir die molekularen Flächenabstände, die für jedes Röntgendiagramm in Abb. 3 nach der BRAGGschen Formel berechnet werden. Die Abstände sind ganz übereinstimmend.

TABELLE 3. Die molekularen Flächenabstände der Zellulosemizellen.

Arten	Gewebe	(002) Å	(10$\bar{1}$) Å	(101) Å	(110) Å	(021) Å	Steigungswinkel
Cannabis	Bastfaser	3,9	5.4	6,0	6,4	4,3	—
			(5,6)				
Glycine	W	3,9					—
	B	3,9	5,6				—
	N_B	3,9	5,6				39°
	N_R	3,9	5,6				37°
Wistaria	B_Q	3,9					—
	B_L	3,9	5,6				—
Trachycarpus	Bastfaser	3,9	5,6				40°
Chamaecyparis	Holz	3,9	5,6				32°

II. Aufspringen der Hülse und darauf folgende Torsion der Klappen

1. Tagesschwankungen des Wassergehaltes der Hülse und Klappen

Um den Tagesverlauf des Wassergehaltes klar zu machen, bestimmte ich mit Hilfe einer Torsionswaage die Gewichtsveränderung der Hülsen

und der schon aufgesprungenen, Bohnen ausgeschleuderten Klappen, wobei ich freilich die Feuchtigkeit der umgebenden Luft berücksichtigte. Am Ende des Versuches wurden die Materialien in etwa 20 Stunden bei 110°C getrocknet, um sie völlig wasserfrei zu machen. Der Wassergehalt (𝔚) wird stets in der Arbeit in Prozentzahl pro Trockengewicht (𝔗) bezeichnet.

TABELLE 4. Tagesverlauf des Wassergehaltes der Hülsen und Klappen von *Glycine*. (Im Sonnenlicht, im Gewächshause—am 13.–16. Okt. 1941)

Uhr	Wetter	t °C	S-D mm Hg	$𝔚_H$ 1	2	3	4	5	6	7	8	$\overline{𝔚}^7_H$	$\overline{𝔚}^5_K$
13. 13	trüb	21,9	5,1	15,5	15,2	14,5	14,5	14,0	14,2	—	14,7	14,6	24,4
17	"	20,0	3,3	15,3	15,2	14,6	14,7	14,1	14,3	—	14,7	14,7	24,6
14. 9	trüb	21,3	5,2	15,9	16,3	15,4	15,8	14,4	15,0	—	15,6	15,5	22,7
11	"	21,7	7,2	15,1	15,4	14,7	14,7	13,2	14,0	—	14,7	14,5	20,2
13	"	20,3	6,4	15,0	15,0	14,7	14,4	13,3	13,7	—	14,5	14,4	21,0
15	"	21,7	8,3	14,7	14,8	14,3	13,8	13,0	13,6	—	14,1	14,0	20,0
17	"	18,6	5,3	14,9	14,9	14,5	14,1	13,5	13,7	—	14,3	14,3	21,4
21	"	15,5	1,9	15,8	16,0	15,3	15,3	14,6	14,8	—	15,4	15,3	25,9
15. 9	klar	22,3	8,5	15,2	15,4	14,7	14,4	13,2	13,7	—	14,5	14,4	17,0
11	"	25,4	14,3	12,7	12,2	12,1	11,4	10,3	11,2	7)11,0	10,9	11,5	13,1
13	"	24,1	13,0	11,2	2)10,0	10,6	9,8	5)8,3	9,8	8,9	9,9	9,9	13,2
15	"	21,0	9,9	11,4	10,1	10,6	10,0	9,0	10,0	9,8	10,1	10,2	15,4
17	bewölkt	19,4	7,1	11,7	11,0	11,0	10,5	9,7	10,4	11,0	10,6	10,7	17,7
19	"	18.6	6.0	12,3	11,7	11,5	10,9	10,4	10,9	12,0	11,6	11,3	19,6
21	"	17,7	4,4	12,7	12,0	11,7	11,1	10,7	11,2	12,5	11,8	11,6	20,9
	nachts geregnet												
16. 8	sehr klar	19,3	7,0	13,2	12,5	12,4	11,8	10,9	11,7	12,6	12,3	12,1	18,4
10	"	23,1	12,7	11,4	9,5	10,7	9,7	8,1	6)9,9	9,2	10,4	10,0	13,7
11	"	25,1	13,7	10,6	8,8	3)10,0	9,4	7,7	9,0	8,5	9,1	9,2	12,6
12	"	25,4	14,7	10,0	8,2	8,9	4)3,7	7,0	8,0	7,2	8)8,4	8,5	12,0
13	"	24,7	14,4	9,9	8,1	8,4	8,1	6,8	7,6	6,8	7,8	8,1	11,9
15	"	23,7	12,6	1)10,2	8,6	8,8	8,4	7,5	8,3	8,0	8,5	8,6	13,6
17	"	19,0	7,7	10,3	9,2	9,6	8,6	8,1	8,9	9,1	9,1	9,1	15,6
19	"	17,0	5,1	11,0	10,1	9,8	9,1	8,9	9,5	10,3	10,0	9,8	18,4
21	"	14,5	2,4	11,5	10,3	10,9	9,6	9,4	10,5	11,0	10,9	10,4	22,0
			𝔗 mg	391,4	498,1	472,5	355,9	318,2	366,7	—	413,7	402,4	94,7
				1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)		
	Uhr			13^{45}	11^{50}	11^{00}	12^{00}	11^{20}	9^{35}	10^{50}	11^{25}		
	Ausgeschleuderte Bohnenzahl			2/2	2/2	2/2	1/2	1/2	2/2	1/3	2/3		
	$𝔚_{Aufspringen}$			9,9	11,0	10,0	8,7	10,0	10,4	11,8	9,0		

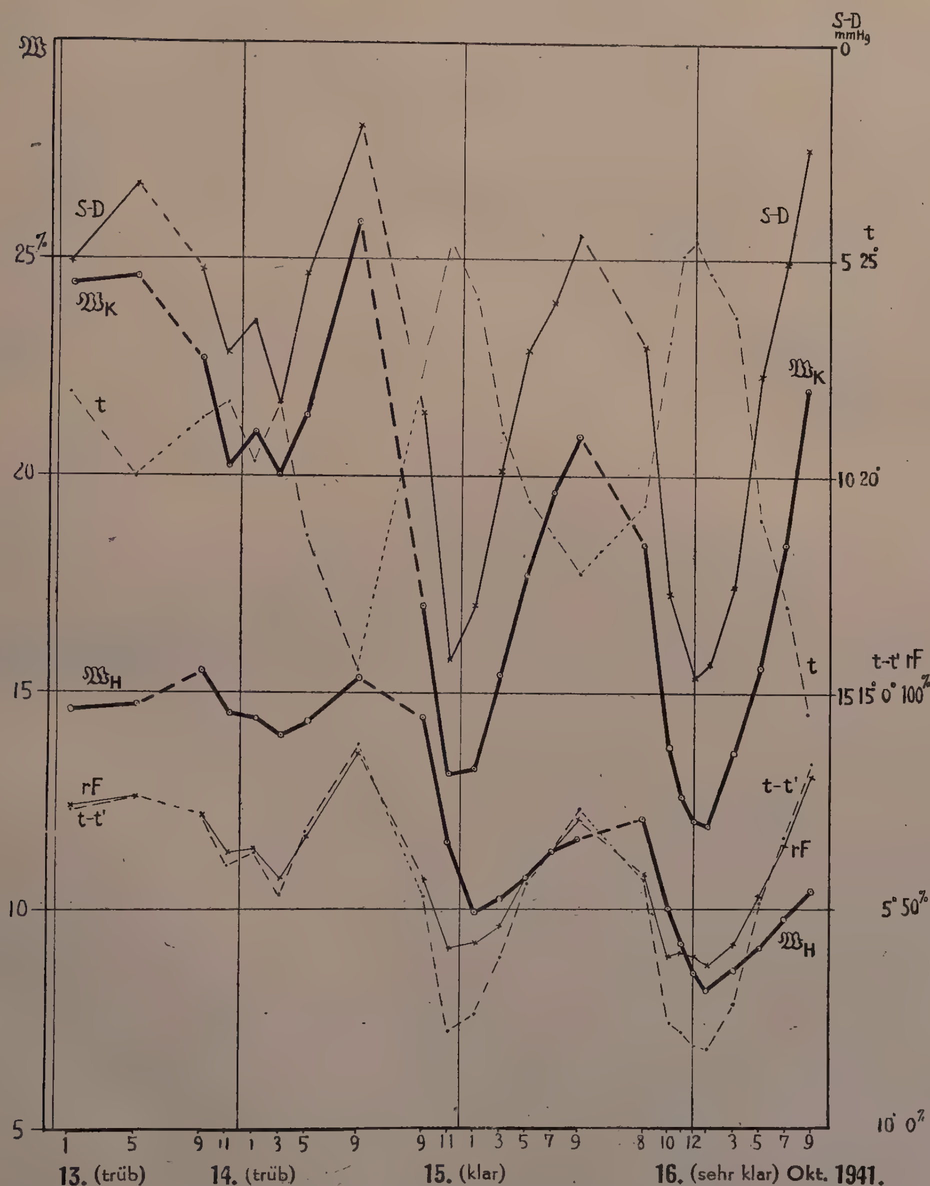


Abb. 4. Tagesverlauf des Wassergehaltes der *Glycine*-Hülsen und Klappen. $\mathfrak{W}_K$ = Wassergehalt der Klappen, $\mathfrak{W}_H$ = Wassergehalt der Hülsen, t = Lufttemperatur, S–D = Sättigungsdefizit (mmHg), rF = relative Luftfeuchtigkeit, t–t′ = Psychrometer-Differenz.

Über das Problem versuchte ich am 13.—16. Okt. mit acht unverletzten Hülsen und fünf Paar Klappen im direkten Sonnenlicht im Gewächshause. Die Versuchsergebnisse können wir aus Tab. 4 und aus Abb. 4 ersehen. Der Wassergehalt der Klappen ($\mathfrak{W}_K$) ist stets höher als derselbe der noch Bohnen einschließenden Hülse ($\mathfrak{W}_H$); d.h. der Schwankungsbereich von $\mathfrak{W}_K$ ist 25–12%, aber der von $\mathfrak{W}_H$ 15–8%. Aber der Tagesverlauf der beiden Werte, besonders der von $\mathfrak{W}_K$, ist fast parallel zur Luftfeuchtigkeitsveränderung. Früh am Morgen erhalten die Hülsen und Klappen Wasser im Maximum: nach dem Sonnenaufgang werden sie schnell trockner, da die Luftfeuchtigkeit rasch abnimmt. Gegen Mittag oder 13 Uhr pflegt der minimale Wassergehalt vorzukommen. Gemäß der wiederkehrenden Luftfeuchtigkeitszunahme am Nachmittag nehmen $\mathfrak{W}_H$ und $\mathfrak{W}_K$ noch einmal zu.

2. Wassergehalt beim Aufspringen

Die Hülsen krachen im allgemeinen von 11–12 Uhr vormittags, doch bisweilen noch früher (9^{35}) oder noch später (13^{45}) (vgl. Tab. 4). D.h. das Aufspringen geschieht bei der schnellen Abnahme von $\mathfrak{W}_H$. Dabei kommt stets zuerst ein Spalt in der Bauchnaht vor; bald dehnt er sich bis zur Rückennaht aus. Dann öffnen sich rasch die gespaltenen Klappen an der Bauchnaht (s. Abb. 5). Infolgedessen werden die an der Bauchnaht haftenden Bohnen nach außen, streng nach der rechten und linken Seite der Hülse, mit einer starken Kraft ausgeschleudert. Hierüber untersuchten TERADA, HIRATA und UTIGASAKI an den *Wistaria*-Hülsen statistisch. Die Tragweite der Sojabohnen beträgt etwa 1 m, öfters auch mehr. Aber bisweilen bleiben die oberen Bohnen nach dem Krachen noch an der Plazenta haftend, so werden durchschnittlich etwa zwei drittel der Bohnen (13/18 nach Tab. 4) ausgeworfen.



Abb. 5. *Glycine*-Hülse. Bald (nach 20 Sekunden) nach dem Aufspringen. Die zwei Bohnen wurden ausgeschleudert.

Der Hülsenwassergehalt beim

Aufspringen betrug sowohl an den in direktem Sonnenlichte getrockneten, als auch an den im $CaCl_2$-Exsikkator getrockneten ca. 10%, wie es unten ersichtlich ist.

	$\mathfrak{W}_H$ beim Aufspringen							
Am 3.–16. Okt.	9,9	8,9	9,8					
15.–16. "	9,9	11,0	10,0	8,7	10,0	10,4	11,8	9,0
23. "	10,4	10,5	10,2	11,7				
15.–16. "*	10,4	11,6	10,5	8,9	10,9	11,1		
Durchschnittlich	10,3%							

* in $CaCl_2$-Exsikkator.

Dabei haben die Klappen und Bohnen beinahe dem gleichen Wassergehalt, jedoch pflegt $\mathfrak{W}_K$ etwas höher als $\mathfrak{W}_{Bohnen}$ zu sein.

TABELLE 5. $\mathfrak{W}$ der Hülse und Klappen beim Aufspringen von *Glycine*. (23. Okt. 1941)

		$\mathfrak{T}$mg	$\mathfrak{W}$ beim Aufspringen	$\mathfrak{W}$ minimal 29,0°, 21,2°	$\mathfrak{W}$ 4 Tage in $CaCl_2$-Exsikkator
A	Hülse	—	—	—	—
	Klappen	119,8	11,6	10,6	6,8
B	Hülse	353,8	10,4	9,7	6,1
	Klappen	82,6	12,6	11,4	6,9
C	Hülse	370,0	10,5	10,3	6,1
	Klappen	83,3	12,6	11,0	6,8
D	Hülse	425,8	10,2	9,7	5,9
	Klappen	124,5	9,8	9,3	5,5
E	Hülse	301,8	11,7	11,7	7,0
	Klappen	90,5	10,4	11,2	7,0

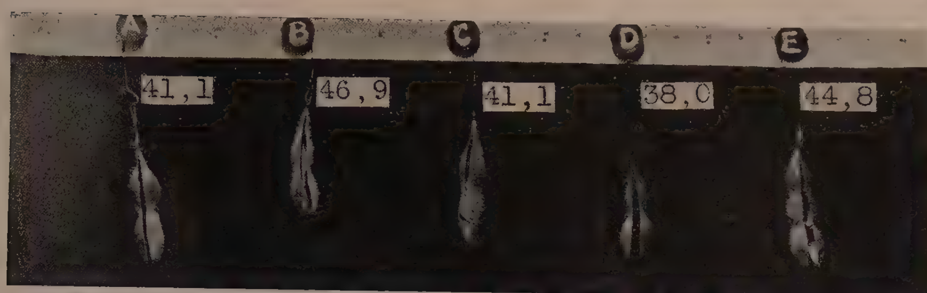
3. Hygroskopische Torsion und Wassergehalt der Klappen

Die Torsion der gesprengten Tochterklappen folgt öfters auf das Aufspringen der Hülse, aber sie geht so langsam und so schwach vor sich, daß in einem Fall die Klappen nach dem Aufspringen etwa 1 Stunde lang in einer und derselben Form trocken bleiben. Aber die nach dem Aufspringen noch einmal befeuchteten (wassergetränkten, oder in Feuchtkammer wassergesättigten) Klappen zeigen beim Austrocknen sehr starke Torsion. Die Klappen können mit 25%ig. $\mathfrak{W}$ oder mehr schon in der gleichen Klappenöffnung sich öffnen, die bald nach dem Krachen die trocknen Klappen ($\mathfrak{W}$ ca. 10%) hielt (vgl. Tab. 6 u. Abb. 6). Sinkt das $\mathfrak{W}$ bis zu 10% oder minder, so rollen sich die Klappen zwar stäbchenförmig ein, und deren Enden öffnen sich nicht selten so weit, daß beide Tochterklappen in einer geraden Linie nebeneinander zu liegen kommen.

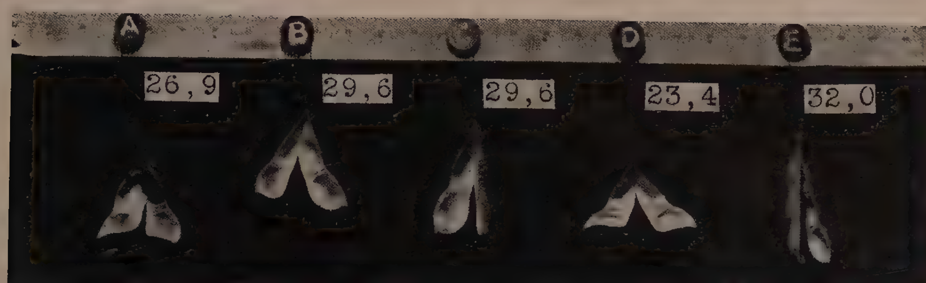
TABELLE 6. Krümmung der wassergesättigten *Glycine*-Klappen beim Austrocknen. 𝔚=Wassergehalt, L=Länge der Klappe, O=Öffnungsweite der Tochterklappen, p=Höhe des Schraubenganges, 2ρ=Durchmesser der Schraubentrommel.

(18–19. Okt. 1941)

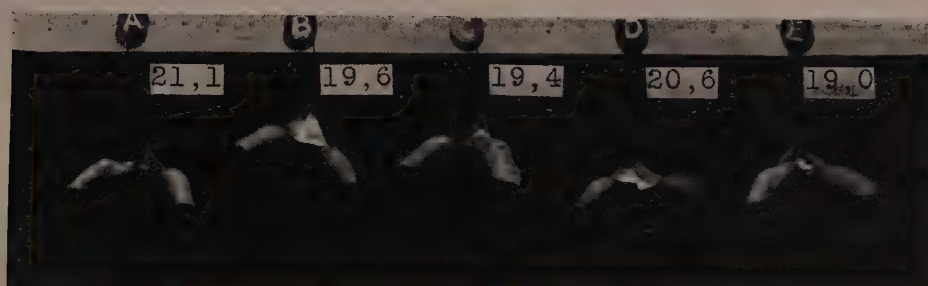
𝔗 mg		(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
	Uhr	18.11^{00}	12^{00}	12^{15}	12^{30}	12^{45}	13^{00}	14^{00}	19.8^{30}	12^{30}
	t	20,5°	21,5°	21,5°	21,5°	21,6°	21,5°	21,3°	19,5°	20,5°
	t′	—	18,0°	18,2°	18,1°	18,2°	18,3°	18,0°	15,5°	14,8°
		1 Tage in Feucht-kammer	11^{45} aus F-K.						15^{00} in Exsik.	8^{30} aus Exsik.
A 90,6	𝔚 %	49,5	41,1	31,6	26,9	21,5	21,4	21,1	10,5	15,2
	L mm	35 / 35	,, / ,,	,, / ,,	31 / 32	29 / 29	,, / ,,	26 / 28	24 / 25	25 / ,,
	O ,,	−8	+2	11	23	36	38	41	45	46
	p ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	23 / 23	21 / 22	18 / 21	8 / 10	11 / 12
	2ρ ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	8 / 9	,, / ,,	7 / ,,	4 / 5	5 / ,,
B 80,8	𝔚 %	55,2	46,9	39,4	29,6	22,5	19,9	19,6	10,0	14.7
	L mm	33 / 33	,, / ,,	,, / ,,	32 / ,,	28 / 31	27 / 29	26 / 27	24 / 26	26 / ,,
	O ,,	−2	+1	12	30	38	,,	,,	34	32
	p ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	19 / —	18 / 24	8 / 12	11 / 16
	2ρ ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	8 / —	,, / 9	4 / 6	,, / 7
C 118,3	𝔚 %	47,7	41,1	35,6	29,6	23,0	20,5	19,4	9,2	14,3
	L mm	39 / 39	,, / ,,	,, / ,,	37 / 38	33 / 37	30 / 34	30 / 32	27 / 27	28 / 28
	O ,,	−4	−2	+6	17	29	35	41	32	41
	p ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	26 / —	23 / 28	7 / 8	11 / 9
	2ρ ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	9 / —	8 / 9	4 / 5	5 / 6
D 75,2	𝔚 %	48,9	38,0	29,1	23,4	21,3	21,1	20,6	10,4	16,8
	L mm	32 / 32	,, / ,,	,, / ,,	29 / 29	27 / 25	27 / 25	25 / 24	23 / 22	,, / 23
	O ,,	−4	+7	25	36	39	40	,,	44	,,
	p ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	24 / 23	7 / 9	11 / 11
	2ρ ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	9 / 9	4 / 6	5 / 7
E 108,5	𝔚 %	52,9	44,8	38,5	32,0	25,4	21,6	19,0	8,2	12,8
	L mm	40 / 40	,, / ,,	,, / ,,	,, / ,,	37 / 36	35 / 34	34 / 32	27 / 27	29 / ,,
	O ,,	+4	,,	6	11	18	32	42	47	46
	p ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	30 / 25	8 / 6	12 / 11
	2ρ ,,	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	— / —	8 / 8	5 / 5	,, / 6



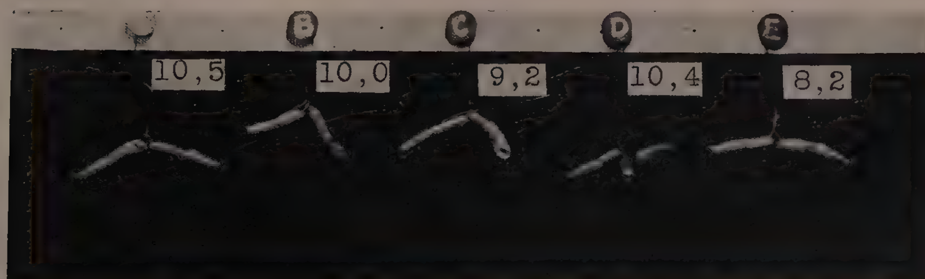
(1)



(3)



(6)



(7)

Abb. 6. Tordieren der *Glycine*-Klappen mit Austrocknung. Die Nummern entsprechen den in Tab. 6. Die Zahl bedeutet den Wassergehalt der Klappen.

TABELLE 7. Die Krümmung der Klappen von *Glycine*: Die rechte Klappe (r) wurde zwischen 9^{30}-10^{30} Uhr in Wasser getränkt. Die linke (l) blieb die Versuchszeit hindurch trocken. (4. April 1942).

		𝔗 mg	Uhr	4.10^{35}	11^{00}	11^{30}	12^{00}	12^{30}	13^{00}	14^{00}	15^{15}	6.15^{15}
			t°C	23,5°	24,1°	25,9°	26,3°	26,2°	27,2°	26,7°	110°	110°
			rF%	51	50	44	42	46	44	48	—	—
Klappen-III	r	51,7	𝔚 %	166,3	128,5	87,4	53,3	20,1	8,3	8,0	2,5	0
Klappen-III	r	51,7	L mm	36	36	35,5	34	31	27	27	26,5	26,5
Klappen-III	r	51,7	p ,,	—	—	—	—	22	12,5	12	10	10
Klappen-III	r	51,7	2ρ ,,	—	—	—	—	8	6	5	4	4
Klappen-III	l	53,1	𝔚 %	12,7		12,3	11,1	9,7	8,4	7,9	1,6	0
Klappen-III	l	53,1	L mm	34		33	31	30	29	29	27	26
Klappen-III	l	53,1	p ,,	32		30	22	19	18	18	11	11
Klappen-III	l	53,1	2ρ ,,	9		9	8	7,5	7	7	5	5

Der Krümmungsunterschied der trocken bleibenden und der wieder befeuchteten Klappen kann noch deutlicher mit einer Untersuchung vorkommen, wobei die eine (rechts) der Tochterklappen eine Stunde lang in Wasser getaucht wurde, und dann wurde sie in Luft getrocknet, aber die andere (links) verblieb im trocknen Zustand. Mit 20%ig. 𝔚 tordierte die erstere Klappe, die schon beim 50%ig. 𝔚 zu krümmen begann, stärker als die trocken bleibende, deren 𝔚 schon am Versuchsanfang bis 12,7% abgesunken war (Tab. 7). Die drei anderen versuchten Hülsen zeigten uns auch ganz denselben Krümmungsunterschied. Über die Ursache der Lücke des Krümmungsgrades der beiden Tochterklappen möchte ich noch später erörtern.

III. Mechanische Ursachen der Schleuderbewegung und Tortion der Hülse

1. Hygroskopische Eigenschaften und Evaporationsvermögen der Hülsengewebe

Die eine der größten Rolle für die Schleuderbewegung spielt die hygroskopischen Eigenschaften der Klappengewebe, weil sowohl die Schrumpfung, als auch die Elastizität, mit dem Quellungszustand weit sich verändern können, darüber ich in den nächsten Abschnitten ausführlich erörtern soll. Die Hygroskopizität beträgt an der trockenen Hülse zu einem sehr großen Wert, ist es ohne weiteres klar mit den Versuchsergebnissen von den täglichen 𝔚-Schwankungen. Die Hülse, die in der Luft von relativer Feuchtigkeit (rF) 40% ausgetrocknet wurde, erhielt noch 10%ig. 𝔚; anders gesagt kann die Hülse (𝔚 =10%) im Gleichgewicht mit der Luft von rF 40% stehen. Die Dampfdruckerniederung der verdünnten Lösung ist

$$\frac{p-p'}{p} = \frac{n}{N+n},$$

wo p den Dampfdruck des reinen Lösungsmittels, p′ den der Lösung, N die Molzahl des Lösungsmittels und n dieselbe der Lösungssubstanz bedeutet. Daher kann die Formel wie unten umgeschrieben werden,

$$n = N \times \frac{p-p'}{p} = N \times \left(\frac{100}{rF} - 1\right),$$

weil rF ohne weiteres $\frac{p'}{p} \times 100$ ist. Wenn diese Gleichung für ziemlich konzentrierte Lösung gültig wäre, müßte die Lösung, etwa 83 Mol erreichen, um die Lösung in die Luft von 40%ig. rF keine Wasserdampf zu evaporieren. Daher möchte die Hygroskopizität der bis zu 10%ig. 𝔚 getrockneten Hülse der 83 Mol-Lösung entsprechen. Doch ist für die Torsion der Klappen noch bedeutungsvoll, daß die Hygroskopizität der Außenschicht und Innenschicht oder des Bewegungsgewebes voneinander weit abweichend ist. Die Evaporationsmenge (𝔈) der wassergesättigten Hülse und des isolierten A und B ist in den ersten 3 Minuten einander

TABELLE 8. Die Evaporationsmenge der unverletzten Hülsen und der isolierten Außen- und Innenschichten. 1′(A) und 5′(I) = Filtrierpapier Toyo Nr. 595.

		𝔗 mg	q cm² ×2	t °C	t—t′ °C	𝔚 Anfang %	𝔈 mg/Min. Zeit in Min. 0	3	6	10	15	𝔚 Ende %
Hülsen	1	240,5	2,70	20,6	3,7	47,1	0,23	0,13	0,11	0,10	46,1
	2	325,9	2,80	20,6	3,6	44,9	0,23	0,17	0,13	0,14	43,9
	3	352,9	3,10	20,6	3,6	48,8	0,27	0,33	0,33	0,24	47,5
	4	304,9	3,80	20,6	3,6	48,8	0,40	0,40	0,35	0,26	47,0
	5	340,8	4,15	20,8	3,7	50,1	0,47	0,40	0,25	0,22	48,8
Außen-schicht	1	42,9	3,60	19,3	3,8	86,2	0,83	0,63	0,50	0,64	64,0
	1′	—	3,60	19,4	3,9	(239,5)	1,07	1,07	1,20	1,06	(176,7)
	2	36,4	3,60	19,2	3,9	77,1	0,67	0,60	0,50	0,46	55,0
	3	39,2	3,50	19,1	3,9	71,4	0,70	0,57	0,53	0,44	50,9
	4	39,7	3,40	19,0	3,8	63,4	0,67	0,53	0,52	0,48	43,0
	5	43,7	4,80	19,1	3,9	58,0	0,77	0,73	0,68	0,58	34,9
Innen-schicht	1	27,3	3,50	19,1	4,0	50,9	1,00	0,67	0,45	0,24	21,7
	2	24,8	3,15	19,5	4,0	48,3	0,97	0,60	0,52	0,16	17,8
	3	25,2	3,50	19,2	3,8	36,1	0,70	0,40	0,20	0,10	17,9
	4	25,9	3,35	19,1	3,8	43,2	0,83	0,53	0,25	0,18	20,1
	5	39,2	4,80	19,2	3,9	34,0	1,10	0,63	0,30	0,18	15,3
	5′	—	4,80	19,4	3,9	(241,0)	1,40	1,37	1,38	1,40	(178,0)

sehr verschieden (vgl. Tab. 8). Das 𝔈 durch E_a von fünf unverletzten Hülsen betrug für 𝔈 von gleichförmig abgeschnittenen, mit destilliertem Wasser getränkten Filtrierpapierstückchen (Toyo Nr. 595)

27,4 27,1 35,9 35,2 36,4, d.h. durchschnittlich 32,4%

aber $\mathfrak{E}$ von isolierter Außenschicht

76,3 59,5 64,7 65,8 51,6, d.h. durchschnittlich 63,5%,

und $\mathfrak{E}_I$ 92,2 97,7 65,6 84,3 75,9, d.h. durchschnittlich 83,1%.

So ist das Verhältnis von r $\bar{\mathfrak{E}}_H$: r $\bar{\mathfrak{E}}_A$: r $\bar{\mathfrak{E}}_I$ 39,0:75,4:100. $\mathfrak{W}_I$ nimmt in 15 Minuten bei 20°C und rF 60% von 42,3% bis zu 15,8% ab (s. Tab. 9). $\mathfrak{W}_A$ nimmt aber nicht so rasch ab und ist stets größer als $\mathfrak{W}_I$: z.B. bald nach 22 Stunden langem Bleiben in der Feuchtkammer betrug $\mathfrak{W}_A$ 83%, dagegen $\mathfrak{W}_I$ 42%. Etwa 15 Minuten nach dem Herausnehmen aus der Feuchtkammer entsteht ein Gleichgewicht zwischen der Innenschicht und der umgebenden Luft, im Gegenteil dauert die Abnahme des $\mathfrak{W}_A$ noch nach 2 Stunden unter denselben Bedingungen an. Evaporierte es 3

TABELLE 9. Wassergehaltsveränderung der Sojabohnen-Hülse. (30. Okt. 1941).

	29. 14³⁰→ Feuchtkammer								14⁰⁰→Feuchtkammer			1 Woche in $CaCl_2$–Exsikkator
	$\mathfrak{T}$	11⁰⁰	15	30	45	12⁰⁰	13⁰⁰	14⁰⁰	14³⁰	15³⁰	17⁰⁰	
	mg	20,5° 4,1°	20,5° 4,1°	20,3° 4,1°	20,2° 3,9°	20,0° 4,0°	19,3° 4,0°	19,7° 3,8°	19,7° —	19,6° —	19,7° —	
1 A	42,9	75,8	53,7	37,7	28,3	22,2	19,6	19,8	24,9	30,8	35,9	9,8
1 I	27,3	44,1	15,8	17,1	17,9	17,6	15,2	16,1	21,6	24,9	25,7	10,7
2 A	36,4	82,9	53,2	33,3	25,9	22,3	22,0	22,1	28,0	33,4	39,0	11,4
2 I	24,8	37,9	13,8	16,1	15,8	16,6	15,8	14,5	19,8	23,9	24,7	4,4
3 A	39,2	93,9	63,7	45,1	32,9	28,0	26,2	26,1	30,8	36,2	40,6	13,3
3 I	25,2	40,9	19,9	15,5	16,2	16,2	16,2	15,9	20,2	23,8	25,3	4,3
4 A	39,7	101,7	68,3	46,1	31,5	23,7	18,9	18,8	22,7	28,5	33,8	7,9
4 I	25,9	54,7	17,2	17,0	16,1	17,0	15,8	15,8	20,0	23,9	26,2	4,8
5 A	43,7	61,9	31,1	21,4	20,6	21,1	22,0	22,1	27,6	32,7	34,9	10,3
5 I	39,2	33,8	12,3	12,9	12,0	12,4	11,3	12,2	16,1	19,1	20,8	2,9
$\bar{\mathfrak{W}}_A$		83,2	54,0	36,7	27,8	23,5	21,7	21,8	26,8	32,3	36,8	10,5
$\bar{\mathfrak{W}}_I$		42,3	15,8	15,7	15,6	15,9	14,9	14,9	19,5	23,1	24,5	5,4
$\bar{\mathfrak{W}}_I/\bar{\mathfrak{W}}_A$ %		50,8	29,3	42,9	56,0	68,0	68,4	68,4	73,0	71,5	66,6	51,4

Stunden lang in derselben Luft, nahmen $\mathfrak{W}_A$ und $\mathfrak{W}_I$ bis zu 22% bzw. 15%, und nach einer Woche in einem Chlorkalzium-Exsikkator bis zu 10,5% bzw. 5,4% ab. Der hygroskopische Wassergehalt des Filtrierpapiers war unter denselben Bedingungen 2,3–2,7%. Aus dem Obenbesprochenen geht hervor, daß die Hygroskopizität der Innenschicht nur bis zu 50 oder 60% der der Außenschicht erreichen kann (vgl. Tab. 9).

Die schwere Wasserdurchläßigkeit von E_a wird auch beim Benetzen der Oberfläche bestätigt. Wurde die eine der beiden Tochterklappen am E_a befeuchtet, die andere am E_i, so dehnte sich diese sehr schnell wie die an beiden Seiten befeuchtete aus, trotzdem jene nach 100 Minuten Benetzung noch ziemlich gekrümmt blieb (Tab. 10).

TABELLE 10. Dehnung der Klappen durch Befeuchtung.

Klappe		Befeuchtung Außenseite	Befeuchtung Innenseite	Relative Länge der Klappe: Gleichgewicht mit 21,5°, 62%	Nach der Befeuchtung Min. 5	10	20	40	60	100
B	r	F		76	78	78	78	84	86	86
	l		F	73	81	84	92	97	97	100
D	r	F	F	74	82	87	92	97	97	100
	l		F	74	82	85	90	95	97	100
E	r	F		74	79	79	82	84	89	89
	l	F	F	74	82	87	95	97	100	100

TABELLE 11. Evaporation der unverletzten Hülsen und der Tochterklappen derselben.

Hülse	Bemerkungen	Min.	Unverletzte Hülse: Gewicht mg	$\frac{\mathfrak{E}\ \text{mg}}{\text{Min.}\ 2q \cdot 10\ \text{S-D}}$	$\mathfrak{W}_H$	Nach Spalten und Entnehmen der Bohnen: Gewicht mg	$\frac{\mathfrak{E}\ \text{mg}}{\text{Min.}\ 2q \cdot 10\ \text{S-D}}$	$\mathfrak{W}_K$
I	q = 2,70 cm²	0	364,9	0,065	51,8	111,0	0,203	40,0
	$\mathfrak{T}_H$ = 240,5 mg	3	364,2	0,037	51,3	109,0	0,195	37,2
	$\mathfrak{T}_K$ = 79,3 mg	6	363,8	0,042	51,1	107,1	0,164	35,0
	$\mathfrak{T}_{Bohnen}$ = 161,2 mg	10	363,2	0,023	51,0	104,9	0,150	32,2
		15	362,8	0,029	50,9	102,3	0,133	29,0
	t = 19,9°C	20	362,3	0,038	50,7	100,0	0,091	26,1
	S-D = 6,4 mm Hg	30	361,0		50,0	96,9	0,050	22,1
		45				94,3		18,9
			—3,9			—16,7		
III	q = 3,10 cm²	0	564,6	0,086	59,9	127,1	0,125	24,3
	$\mathfrak{T}_H$ = 352,9 mg	3	562,2	0,079	59,2	123,5	0,094	20,9
	$\mathfrak{T}_K$ = 102,1 mg	6	560,0	0,065	58,8	120,8	0,051	18,1
	$\mathfrak{T}_{Bohnen}$ = 250,8 mg	10	557,6	0,069	58,1	118,8	0,038	16,1
		15	554,3	0,068	57,0	117,0	0,020	14,4
	t = 25,6°C	20	551,0	0,058	56,0	116,1	0,013	13,7
	S-D = 15,2 mm Hg	30	545,4	0,054	54,6	114,9	0,003	12,2
		45	537,5	0,049	52,2	114,5		12,0
		60	530,5		50,3			
			—34,1			—12,6		
IV	q = 3,80 cm²	0	484,9	0,089	59,0	142,6	0,160	39,8
	$\mathfrak{T}_H$ = 304,9 mg	3	482,1	0,052	58,1	137,6	0,159	34,8
	$\mathfrak{T}_K$ = 102,0 mg	6	480,5	0,059	57,7	132,6	0,125	29,9
	$\mathfrak{T}_{Bohnen}$ = 202,9 mg	10	478,1		56,9	127,4	0,090	24,9
		15				122,8	0,059	20,3
	t = 24,3°C	20				119,8	0,029	17,3
	S-D = 13,5 mm Hg	30				116,9	0,008	14,5
		45				115,6	0,005	13,2
		60				114,9		12,7
			—6,8			—27,7		

An der unverletzten Hülse mag das Gewebe sich in der Reihe von E_a, W, P, B, E_i austrocknen, aber gemäß der schweren Wasserdurchläßigkeit des E_a und W, und gemaß der stärkeren Hygroskopizität derselben kann es auch möglich sein, daß in dem Fall des Austrocknens von der Außenseite nicht selten $\mathfrak{W}_I$ kleiner als $\mathfrak{W}_A$ wird, weil das B, die langsame Hygroskopizitätssteigerung von A überwindend, Wasser nicht erhalten kann. Für diese Annahme konnte ich eine Stütze haben. Als die Hülse in zwei Tochterklappen künstlich gespalten wurde, kam die Evaporationszunahme an der Hülse, die schon große Mengen Wassers verdampft hatte (Tab. 11. Hülse III), nur schwach, aber an der, die noch weniges Wasser verloren hatte, ziemlich stark vor (Tab. 11. I u. IV). Dies deutet an, daß beim Austrocknen auch das Bewegungsgewebe der unverletzten Hülse ohne Verzögerung trocknen kann. Dabei dürften auch die innen eingeschlossenen Bohnen eine Rolle spielen, weil der Wassergehalt der Bohnen sehr weit schwanken kann.

Auf Grund dieser Versuche muß es ohne weiteres klar sein, daß beim Austrocknen die unverletzte Hülse zuerst von der Außenschicht, und fast gleichzeitig von der Innenschicht Wasser verliert. Bald vor dem Krachen sinkt $\mathfrak{W}_B$ schon in einem genügenden Wert für die Krümmungsbewegung. Aber die schon abgesonderten Klappen evaporieren von I stärker als von A, weswegen das Bewegungsgewebe vom Anfang der Austrocknung an funktionieren kann.

2. Gewebe-Schrumpfung durch Austrocknen

Die anisotrope Kontraktion des Pflanzengewebes ist heutzutage nach den Untersuchungen von SACHS (1873), EICHHOLZ (1885), SCHWENDENER (1887), ZIMMERMANN (1881), neuderdings von FREY-WYSSLING (1937) allbekannt, und es liegt eine der Ursachen freilich in der Anisotropie der Membranstruktur, daher ist es natürlich, daß die Kontraktionsanisotropie des Gewebes durch die optischen Eigenschaften desselben ziemlich genau angenommen wird (SCHWENDENER 1887). Aber die ZIMMERMANNsche Ansicht (1883/84), daß die Membranquellung mit der optischen Anisotropie ganz identisch ist, wurde von v. HÖHNEL (1884) verneint.

Aber betreffs der Papilionaceen-Hülse selbst können wir nur eine Untersuchung von ZIMMERMANN (1881) zitieren. Nach seiner Abhandlung schrumpften die verholzten Zellen (=Bewegungsgewebe) von *Orobus* (*Lathyrus*) *vernus* tangential etwa 15%, und dabei wurde das an demselben anhaftende Widerstandsgewebe durch die Krümmung des Bewegungsgewebes 3% ausgedehnt, jedoch verkürzt sich das isolierte 2% beim Austrocknen.

Die Gewebekontraktion der *Glycine*-Hülse bestimmte ich mikroskopisch am quadratischen Stückchen von Klappengewebe, dessen Seite etwa 1,5 mm war. Das im Versuche benutzte Gewebestückchen wurde an

der isolierten Außenschicht stets längs den Widerstandsfasern, an der Innenschicht längs den Bewegungsfasern, und am nicht abgesonderten Klappenstückchen längs den letzteren Fasern. Zuerst wurden die Stückchen in Wasser getränkt, und die vier Seiten des Quadrates bemessen. Danach trockneten sie in der Luft. Δ bedeutet in der Arbeit die Kontraktion in Prozentzahl pro Länge im wassergetränkten Fall, und // longitudinal, ⊥ tangential zu den betreffenden Zellen. In diesem Versuche war die Lufttemperatur 18°C, und die relative Feuchtigkeit etwa 60%.

TABELLE 12. Die Schrumpfung der wassergetränkten Gewebestückchen von Sojabohnenhülse beim Trocknen in Luft von 18,5°C, rF 60%.

	ΔK		ΔA		ΔP		ΔI	
	B//	B⊥	W//	W⊥	//	⊥	B//	B⊥
1	1,3%	3,9%	8,0%	8,7%	10,8%	14,5%	0,5%	10,5%
	2,1	3,7	5,6	11,3	13,3	17,0	1,1	11,5
2	4,3	8,9	10,8	17,4	10,6	12,5	0,6	11,5
	2,2	7,2	7,6	14,3	10,7	19,7	0,4	11,4
3	0,4	6,6	8,9	23,4	8,1	13,1	0,7	13,3
	3,1	6,3	10,8	20,6	10,9	12,3	0,5	13,0
4	6,9	8,0	10,7	23,5	4,8	3,9	1,0	10,9
	6,8	8,9	10,7	22,0	6,7	12,3	1,4	11,8
5	4,1	5,8	10,4	15,7	8,7	7,7	0,1	13,0
	2,0	10,3	9,6	14,1	10,0	12,4	1,6	12,8
6	7,6	9,0	7,5	11,9	—	—	0,5	12,1
	4,7	7,4	4,6	14,5	—	—	0,0	11,8
7	7,3	9,7	8,9	16,0	—	—	0,5	11,6
	2,0	5,7	7,9	18,5	—	—	1,0	11,8
8	6,6	9,0	10,2	23,4	—	—	0,0	11,9
	5,0	10,8	9,3	27,6	—	—	0,0	11,9
$\bar{\Delta}$	4,2	7,6	8,9	17,7	9,5	12,5	0,6	11,9

Das Klappenstückchen schrumpfte longitudinal zur Bewegungsfaser ($\Delta K_{B/}$) 4,2%, tangential ($\Delta K_{B\perp}$) 7,6%, aber das Bewegungsgewebe allein longitudinal ($\Delta B_{//}$) nur 0,6%, und tangential ($\Delta B_{\perp}$) 11,9%. An der Außenschicht war $\Delta A_{W//}$ 8,9%, $\Delta A_{W\perp}$ 17,7%. Die $W_{//}$- und $B_{\perp}$-Richtungen sind fast gleich mit einander, so schrumpfte die Innenseite in der tangentialen Richtung zur Bewegungsfaser etwa 3% stärker als die Außenseite. Im Gegenteil schrumpft I in der longitudinalen Richtung der Bewegungsfaser nur wenig, aber A sehr stark, so kam die Überschrumpfung von 17,1% in der Außenseite vor. Das Parenchym selbst zeigt auch Kontraktionsanisotropie, welche, wie schon beschrieben, von der Richtung der Zellreihen und der Mizellarstruktur der Zellwand erwartet wird. D.h. $\Delta P_{//}=9{,}5\%$, $\Delta P_{\perp}=12{,}5\%$. Das Bastfaserbündel der Bauchnaht schrumpfte durchschnittlich longitudinal nur 1,0%, aber

tangential 10,6%, und das der Rückennaht $\Delta N_{R//}$ 1,3% und $\Delta N_{R\perp}$ 8,1%. Diese verhältnismäßig stärkere longitudinale Schrumpfung möchte die Schraubenstruktur dieser Bastfaser andeuten.

B_Q und B_L, die sich beide mikroskopisch und submikroskopisch sehr deutlich voneinander unterscheiden, zeigen auch die Kontraktionsverschiedenheit. Hierüber ergab sich auch mit dem Bewegungsgewebe von *Wistaria*, um die Absonderung von B_Q und B_L genau und leicht zu machen. Das Resultat wird in Tab. 13 zusammengefaßt. Die Außenschicht des Bewegungsgewebes, B_Q, an der sich die Zellulosemizellen quer

TABELLE 13. Die Schrumpfung der wassergetränkten Stückchen von B_Q und B_L der *Wistaria*-Hülse im Gleichgewicht mit der Luft von 18°C u. rF 60%.

	ΔB_Q		ΔB_L	
	//	⊥	//	⊥
1	3,3%	5,6%	0,5%	7,6%
	2,4	6,3	1,4	7,4
2	1,3	7,3	0,9	7,9
	1,9	6,2	0,6	7,6
3	3,1	6,1	0,9	10,8
	2,0	6,8	1,6	11,0
4	2,2	5,0	1,0	9,1
	1,7	5,8	1,5	7,4
5	3,7	5,8	1,0	11,7
	3,6	5,7	0,6	12,0
Δ	2,5	6,1	1,0	9,3

zur Zellenachse reihen, schrumpfte in der longitudinalen Richtung etwas stärker, aber in der tangentialen 3,2% minder als die Innenschicht, B_L, deren Mizellaranordnung streng axial ist.

Unter ein und denselben Bedingungen trocknet, wie schon erörtert und in Tab. 14 als relative Werte noch einmal gezeigt ist, die Innenschicht

TABELLE 14. $r\mathfrak{W}$, das nach den Versuchsdaten in Tabelle 8 und 9 ausgerechnet wird.

	Min.	$r\mathfrak{W}_A$	$r\mathfrak{W}_I$
t = 20°C, rF = 60%	0	100	100
	(3)	(91,4)	(74,0)
	(6)	(84,0)	(58,6)
	(10)	(75,2)	(45,5)
	15	64,9	37,4
	30	44,1	37,2
	45	33,5	36,9
	60	28,2	(37,7)
	∞	26,1	35,1
$CaCl_2$-Exsikkator	—	12,7	12,8
110°C	—	0	0

schneller als die Außenschicht aus. Infolgedessen ist es ohne weiteres anerkennbar, daß die Zunahme von ΔA und ΔI gemäß der Austrocknungszeit von einander sehr verschiedenweise erfolgen muß. In der Luft von Temp. 20°C und rF 60% legte ich je 5 Gewebestückchen, die 20 Stunden lang in einer kleinen Feuchtkammer eingeschlossen waren, um die Stückchen wassergesättigt zu machen. Die Mittelwerte können wir in der Tabelle 15 ablesen. Natürlich nahm ΔI schneller als ΔA zu, weil I schneller als A austrocknet. Aber es ist bedeutungsvoller, daß ΔI im trockneren Zustand noch weiter zunehmen kann. Sowohl die Überschrumpfung der Innenschicht in der tangentialen Richtung zu den Bewegungszellen, als auch die der Außenschicht in der longitudinalen zu den Bewegungszellen, steigt im großen und ganzen mit dem Trockenwerden auf.

Tabelle 15. Die Schrumpfung der wassergesättigten Gewebestückchen von *Glycine* beim Austrocknen.

		B⊥					B//				
		A		I			A		I		
	Min.	l_A	$\Delta A_{W//}$	$l_{I\perp}$	Δl_B	$\Delta l_{(B\perp)}$	l_A	$\Delta A_{W\perp}$	l_I	$\Delta I_{B//}$	$\Delta l_{(B//)}$
	0	100	0	100	0	0	100	0	100	0	0
	2	99,69	0,31	98,48	1,52	1,21	98,73	1,27	99,96	0,04	— 1,23
	4	99,12	0,88	96,43	3,57	2,69	97,12	2,88	99,93	0,07	2,81
	7	98,63	1,37	94,42	5,58	4,21	95,42	4,58	99,83	0,17	4,41
	10	97,79	2,21	92,14	7,86	5,65	93,74	6,26	99,69	0,31	5,95
	13	—	—	91,19	8,81	—	—	—	99,66	0,34	—
t=20°C	15	97,18	2,82	—	—	—	92,22	7,78	—	—	—
	16	—	—	90,63	9,37	—	—	—	99,61	0,39	—
rF=60%	20	96,15	3,85	90,19	9,81	5,96	90,71	9,29	99,61	0,39	8,90
	25	95,80	4,20	89,85	10,15	5,95	89,96	10,04	99,56	0,44	9,60
	30	95,58	4,42	89,84	10,16	5,74	89,70	10,30	99,56	0,44	9,86
	40	95,37	4,63	—	—	—	89,21	10,79	—	—	—
	50	95,02	4,98	—	—	—	88,89	11,11	—	—	—
	60	94,89	5,11	—	—	—	88,72	11,28	—	—	—
	—	94,89	5,11	89,82	10,18	5,07	88,72	11,28	99,56	0,44	—10,84
1 Tag in $CaCl_2$-Exsk.		94,18	5,82	85,52	14,48	8,66	86,28	13,72	99,48	0,52	—13,20
20 Stdn. 110°C		93,03	6,97	83,08	16,92	9,95	83,37	16,63	99,14	0,86	—15,77

3. Elastische Eigenschaften der Hülsengewebe

Über die Elastizität und Festigkeit der Pflanzengewebe gibt es heute eine Anzahl von Untersuchungen (vgl. Kisser, 1925), aber an den Papilionaceen-Hülsen haben wir nur eine Abhandlung von Hirata (1933), wo er über die Festigkeit(n) der *Wistaria*-Hülse berichtete. Nach der Abhandlung ist die Festigkeit der Hülse bei Luftfeuchtigkeit von 30–40% $4{,}9 \cdot 10^{11}$ dyn/cm^2, in wassergesättigter Luft $2{,}7 \cdot 10^{11}$

dyn/cm², aber die der wassergetränkten Klappe nur $0{,}025 \cdot 10^{11}$ dyn/cm². An der Außenschicht (die Klappe mit abgeschältem Bewegungsgewebe) war n in der Luft von 30%ig. rF $3{,}7 \cdot 10^{11}$ dyn/cm², bei 100% $0{,}68 \cdot 10^{11}$ dyn/cm². Bemerkenswert ist es, daß die Festigkeit des Bewegungsgewebes im trocknen Zustand nur bis zu einem Fünftel der der Außenschicht erreichen konnte. n_B ist unabhängig von der Feuchtigkeit, während n'_A durch die Zunahme des rF von 30% zu 100% bis zum mit n_B gleichen Werte sinkt.

An der *Glycine*-Hülse war die Bestimmung der Festigkeit nicht so leicht wie an *Wistaria*, weil die Hülse verhältnismäßig klein ist, und außerdem die Gewebe, besonders das Bewegungsgewebe, sehr leicht zerrissen werden, und sie sich im Austrocknungszustande zu stark krümmen, um nach der Drehung die Festigkeit zu messen. Daher konnte ich nur den Elastizitätsmodul mit einem kleinen Gewebestückchen bestimmen. Daß die Elastizität der Hülsengewebe nach der Richtung verschieden sei, sollte sehr leicht ersichtlich sein, da die Hülsengewebe, wie schon erörtert, ganz anisotrop gebaut sind. Zuerst maß ich die Elastizität in der $B_{//}$-Richtung oder $W_{\perp}$-Richtung. Aus K, B und A wurde je ein Gewebestäbchen, dessen Breite ca. 0,2 cm und die Länge etwa 1,5 cm war, $B_{//}$ bzw. $W_{\perp}$ abgeschnitten. Das Stäbchen wurde an den beiden Enden von unten gestützt und in der Mitte ein Gewicht abgehangen. Dabei wird der Elastizitätsmodul (E) nach der Formel

$$E = \frac{1}{4} \cdot \frac{l^3 k}{d^3 b h}$$

berechnet, wo l der Abstand zwischen den beiden Stützpunkten, d und b die Dicke und Breite des Stäbchens, h der Biegungspfeil, k die dem Stäbchen wirkende Kraft ist. Ein Ergebnis der Versuche stelle ich hier in der Tab. 16 zusammen. Vergleichs halber schreibe ich auch E der Hülsengewebe von *Wistaria* hinzu.

Sowohl an *Glycine* als auch an *Wistaria* ist $E_{IB//}$ stets größer als $E_{AW\perp}$, besonders an der ersteren Art etwa 6 mal stärker. E von Klappenstückchen fällt zwischen die beiden Werte.

Die Bestimmung von $E_{B\perp}$ oder $E_{AW//}$ habe ich nach einer approximativen Methode ausgeführt, weil das in dieser Richtung abgeschnittene Gewebestückchen durch Austrocknen sich so stark krümmt, daß man dasselbe an beiden Enden nicht stützen kann. Auf einen genau horizontal gelegten mikroskopischen Objektträger (u) stellte ich nahe einem Ende ein Gewebestückchen von 0,4 cm Länge und 0,2 cm Breite. Dasselbe bedeckte ich mit einem anderen Objektträger (o), dessen ein Ende dünn gerieben war, um die Berührung mit der Stütze (s) dicht zu machen (vgl. Abb. 7). Mit einem Gewicht drückte ich von oben das Gewebe-

Tabelle 16. Der Elastizitätsmodul der Klappengewebe von *Glycine* und *Wistaria*.

			d $\times 10^{-2}$ cm	b $\times 10^{-1}$ cm	l cm	k $\times 980$ dyn	h $\times 10^{-2}$ cm	*E* $\times 10^{11}$ dyn/cm²	t °C	rF %
Glycine	$K_{B//}$	1	1,32 $\begin{bmatrix} d_A = 0{,}72 \\ d_I = 0{,}60 \end{bmatrix}$	1,59	1,15	5,0	7,20	0,707	19,0	56
		2	,,	,,	,,	,,	7,20	0,707	18,1	64
		3	,,	,,	,,	,,	16,54	0,308	19,4	71
	$Aw\perp$	1	0,70	2,21	,,	1,0	8,09	0,607	18,6	57
		2	,,	,,	,,	,,	9,39	0,523	18,1	64
		3	,,	,,	,,	,,	15,57	0,316	19,5	75
	$I_{B//}$	1	0,71	2,21	,,	2,0	2,19	4,30	18,6	57
		2	,,	,,	,,	,,	3,03	3,11	18,1	64
		3	,,	,,	,,	,,	5,22	1,80	19,5	72
Wistaria	$K_{B//}$	1	15,2 $\begin{bmatrix} d_A = 8{,}7 \\ d_I = 6{,}5 \end{bmatrix}$	1,76	1,15	200,0	0,835	0,145	18,8	55
		2	,,	,,	,,	,,	0,935	0,129	18,1	64
		3	,,	,,	,,	,,	1,043	0,115	19,5	73
	$Aw_1\perp$	1	6,63	1,90	,,	100,0	5,58	0,120	18,7	56
		2	,,	,,	,,	,,	6,57	0,102	18,0	66
		3	,,	,,	,,	,,	8,19	0,0820	19,5	71
	$I_{B//}$	1	6,57	1,36	,,	100,0	2,04	0,473	18,5	56
		2	,,	,,	,,	,,	2,04	0,473	18,0	66
		3	,,	,,	,,	,,	2,09	0,461	19,5	72

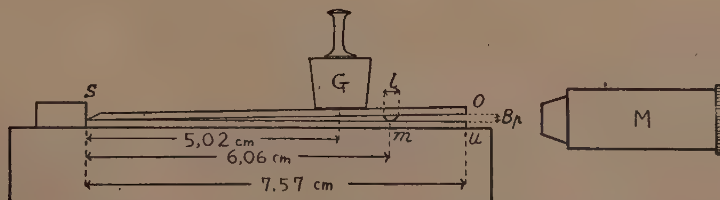


Abb. 7. Die Anordnung der approximativen Methode für die Bestimmung der Elastizität der *Glyciue*-Klappengewebe. Erklärung im Texte.

stückchen zwischen beide Objektträger. Dann wird der Öffnungsabstand (B_p) der beiden Träger mit einem Horizontal-Mikroskop (M) genau gemessen, um die entsprechende Veränderung des Biegungspfeils zu bestimmen. Die Kraft, die auf das Gewebestückchen durch das Gewicht ausgeübt wird, muß freilich betreffs der Stellung des Gewichtes und der Neigung des oberen Objektträgers korrigiert werden. Aber in meinem Fall möchte der Fehler, der durch die Neigung verursacht wird, zu vernachlässigen sein, weil diese nicht über 1,4° betrug, daher das vertikale Komponent der Kraft aus dem Bereiche zwischen 1 und 0,9996 nicht überschritten wurde. Der Abstand der Berührungspunkte des Stückchens (l) wurde nach dem Krümmungsgrad und der Stückchenlänge (L) als

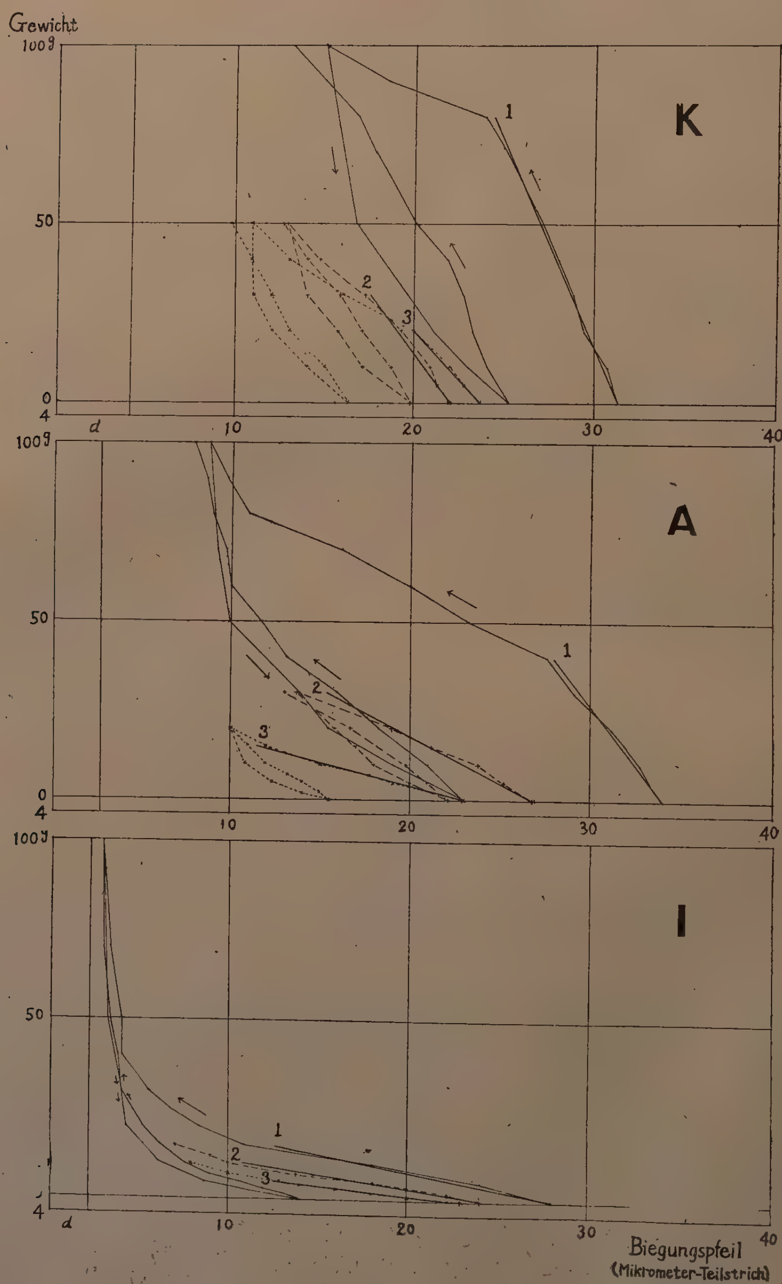


Abb. 8. Biegungspfeilveränderung mit Gewichtszunahme. K = Klappenstückchen, A = Außenschicht, I = Innenschicht.

TABELLE 17. Der Elastizitätsmodul der *Glycine*-Klappengewebe.

		d $\times 10^{-2}$cm	b $\times 10^{-1}$ cm	L $\times 10^{-1}$ cm	l $\times 10^{-1}$ cm	k $\times 980$ dyn	h $\times 10^{-2}$ cm	*E* $\times 10^{11}$ dyn/cm	t°C	rF%
$K_{B\perp}$	1	1,642 [$d_A=0,850$; $d_I=0,792$]	2,16	4,07	3,20	66,30	2,88	0,191	17,0	60
	2	,,	,,	,,	3,69	24,85	1,84	0,173	17,0	69
	3	,,	,,	,,	3,59	16,57	1,50	0,131	17,0	83
$A_{W//}$	1	1,078	1,92	3,91	2,74	33,15	2,55	0,272	17,2	58
	2	,,	,,	,,	3,49	24,85	4,76	0,227	17,5	67
	3	,,	,,	,,	3,66	12,42	4,81	0,129	17,1	80
$I_{B\perp}$	1	0,861	2,13	3,89	3,47	12,42	6,39	0,147	17,4	58
	2	,,	,,	,,	3,60	8,29	5,51	0,127	17,4	69
	3	,,	,,	,,	3,60	4,14	4,09	0,085	17,3	80

ein Bogen gerechnet. Das einmal durch Gewicht flach gewordene Stückchen konnte dieselbe Krümmung, die es am Beginn des Versuches gezeigt hatte, nicht erhalten, wenn das Gewicht auch völlig beseitigt wurde. D.h. Histeresis gibt es im ziemlich starken Grad (vgl. Abb. 8). Die ausführlichen Versuchsresultate für Abb. 8 können wir in Tab. 17 zusammenfassend einsehen. Noch andere wiederholte Prüfungen gaben uns die Werte wie unten.

$E_{K B\perp}$	0,16	0,23	0,25	0,43	0,49	$\times 10^{11}$ dyn/cm²
$E_{A W//}$	0,17	0,36	0,36	0,59	0,62	,,
$E_{I B\perp}$	0,21	0,26	0,28	0,30	0,33	,,
	0,34	0,45	0,49	0,52	1,05	,,

Aus dem Obenerwähnten geht hervor, daß in dieser Richtung (W//, B⊥) die Elastizität der Außenschicht und des Bewegungegewebes einander fast gleich, und doch auch mit derselben von $A_{W\perp}$ gleich ist.

Da die Gewebe der Klappe an der Außenseite und Innenseite weit differenziert sind, so ist es auch außer Zweifel, ob *E* nach der Biegungsrichtung sich verändern kann. Darüber führte ich mit zwei Klappenstückchen von *Wistaria*, von denen eine zum Bewegungsgewebe longitudinal und die andere tangential abgeschnitten waren. Die umgebende Luft war 16°C und 67%.

	d $\times 10^{-1}$cm	b $\times 10^{-1}$cm	l cm	k $\times 980$dyn	*E*: von der Außenseite Kraft ausgeübt 10^{11}dyn/cm²	*E*: von der Innenseite Kraft ausgeübt 10^{11}dyn/cm²
$K_{B//}$	1,52($d_I=0,65$)	1,76	1,15	400	0,113	0,119
$K_{B\perp}$	1.51($d_I=0,60$)	1,67	,,	,,	0,101	0,101

D.h. es wurde keine Verschiedenheit durch Biegungsrichtung bestätigt.

E von *Glycine* nimmt mit der Feuchtigkeitszunahme ziemlich ab, wie es HIRATA an der Festigkeit der *Wistaria*-Hülse feststellte. Ein Beispiel können wir in der schon gezeigten Tabelle 9 finden. Dabei bestimmte ich mit ein und demselben Gewebestückchen ($B_{\perp}$, $A_{W//}$, $K_{B\perp}$) den Elastizitätsmodul in der Luft von Feuchtigkeit von 60, 70 bzw. 80%. Die Ergebnisse sind in Abb. 9 bezeichnet, um die Beziehung der Elastizität

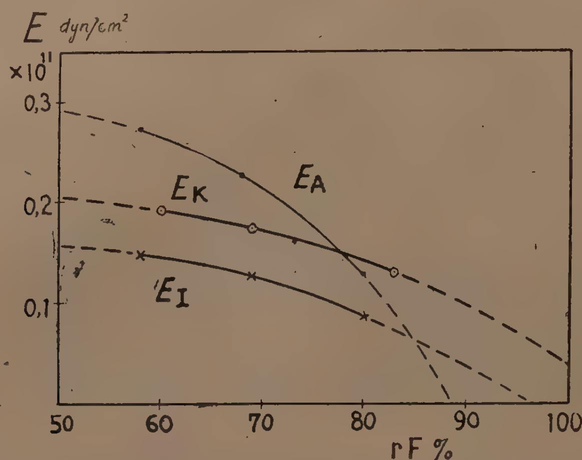


Abb. 9. Die Beziehung der Elastizität zur relativen Feuchtigkeit der umgebenden Luft (vgl. Tab. 17).

und der Feuchtigkeit noch leicht ersehen zu lassen. $E_{AW//}$ fällt mit der Feuchtigkeitszunahme sehr schnell ab, und das Gewebe verlor etwa 90%ig. rF die Elastizität ganz: das wassergetränkte Gewebe wird sehr zart und plastisch. Es bleibt noch nach dem Austrocknen in derselben Form, zu welcher es im nassen Zustand gezwungen wurde. Aber das Bewegungsgewebe zeigte nahe 100%ig. rF noch schwache Elastizität, und mit dem Austrocknen kehrt es beinahe zur normalen Form zurück.

4. Erklärung über die Schleuderbewegung und Torsion

Die mechanischen Ursachen des Aufspringens und Tordierens der Papilionaceen-Hülsen sind schon seit alters erörtert worden. Heutzutage sind die allbekannten Ursachen 1. Das Bewegungs- und Widerstandsgewebe kreuzen sich beinahe senkrecht, und beide stehen schief zur Hülsenachse. 2. Das Bewegungsgewebe schrumpf mit dem Austrocknen tangential sehr stark, aber longitudinal beinahe nicht, wodurch die Klappe schraubenförmig gekrümmt wird. 3. Das Widerstandsgewebe könne zur Tätigkeit des Bewegungsgewebes bei der Krümmungsbewegung mitwirken, um die Klappe flach zu machen. Aber es dürfte nicht ganz

zwecklos sein, daß ich nach den in der Arbeit schon geschriebenen Versuchsergebnissen, die etwas ausführlicher als die älteren sind, im folgenden darüber erörtere.

Der Wassergehalt der Hülse beim Aufspringen ist in den meisten Fällen, wie schon beschrieben, 10%. Das Verhältnis des Trockengewichtes des A zum I ist durchschnittlich 60:40. Die Hygroskopizität von I ist etwa 55% für die von A. Daher, wenn A und B sich ganz im Gleichgewicht halten, so wären $\mathfrak{W}_A$ und $\mathfrak{W}_I$ nicht identisch mit einander, oder die beiden sind nicht 10%, sondern

$$\mathfrak{W}_A = 10\% \times \frac{60+40}{60+40\times\frac{55}{100}} = 12{,}2\%\,,$$

$$\mathfrak{W}_I = \mathfrak{W}_A \times \frac{55}{100} = 6{,}7\%\,.$$

Um den Wassergehalt bis zu demselben Wert abzusenken, muß das Sättigungsdefizit der umgebenden Luft etwa 13 mmHg betragen, oder die relative Feuchtigkeit muß bis nahe zu 40% absinken.

Mit dieser $\mathfrak{W}$-Abnahme kommt die anisotrope Schrumpfung der Hülsengewebe vor. In der tangentialen Richtung zu den Widerstandsfasern kann sich das Widerstandsgewebe 15% oder mehr kontraktieren, aber in der gleichen Richtung oder B// zeigt das Bewegungsgewebe höchstens 1%ige Schrumpfung. Nach diesen Werten allein müßte die Klappe, die Außenseite zur konkaven Seite machend, sich krümmen; in der Tat zeigt bisweilen der obere, flache Teil der Klappe diese Krümmung. Aber am unteren großen Teil kann man beim Trockenwerden keine Klappe finden, deren Außenseite nach innen konkav gekrümmt ist. Dieser Widerspruch scheint aber mit folgenden Tatsachen erklärbar zu sein. Die Hülse schwillt an den Stellen, wo die Bohnen eingeschlossen werden, nach außen ziemlich stark auf, so müßte sich das Gewebe um die Anschwellung beim Austrocknen weit ausdehnen, weil die Klappe einmal flach werden muß, damit die Außenschicht in die konkave Seite der gekrümmten Klappe kommt. Aber in den Pflanzen kann sich das Gewebe mit dem Austrocknen nicht ausdehnen, sondern Weite und Länge nehmen stets ziemlich stark ab. Anderseits ist der Elastizitätsmodul von B// etwa 6 mal größer als $E_{AW\perp}$. Daher ist es fast unmöglich, die Schrumpfung des Widerstandsgewebe oder der Außenschicht kann genügend starke Kraft gegen die Elastizität und die angeborene Anschwellung überwindend ausüben, um die Außenseite des ganzen Teils von der Klappe nach innen konkav zu biegen.

In der $B_\perp$-Richtung schrumpft die Innenschicht 11,9% (wassergetränkt 18,5°C, 60%), und die Außenschicht in dieser Richtung (W//)

8,9%, daher kommt ein 3%iger Schrumfpungs-Überschuß des Bewegungsgewebes vor. Die Elastizität von A und I ist in dieser Richtung im großen und ganzen gleich. Die oben erwähnte Überschrumpfung von A kann die Klappe verflachend beeinflussen, so kann die Außenschicht in der zur Bewegungsfaser tangentialen Krümmung der Hülse dem Bewegungsgewebe beistehen (vgl. ZIMMERMANN).

Den Krümmungsradius (r) können wir nach der folgenden Formel mit der Dicke (d) und Länge (l) des betreffenden Gewebestückchens, und mit der Schrumfpungsdifferenz der Außen- und Innenschicht ($l_A - l_I = \Delta l$) berechnen. Die Formel ist:

$$r_A = \frac{d \cdot l_A}{l_A - l_A} = \frac{d \cdot l_A}{\Delta l}.$$

An der *Glycine*-Hülse war d im Mittel 0,159 mm. Wenn die Krümmung in der Richtung von $B_{\perp}$ unabhängig von der von $B_{//}$ stattfindet, so wird der Radius nach den Resultaten in Tab. 15 wie unten ausgerechnet.

1. Beim Gleichgewicht mit der umgebenden Luft von 20°C, 60%,

$$l_A = 94{,}89, \quad l_I = 89{,}82 : \Delta l = 5{,}07$$
$$r_A = 2{,}98 \text{ mm.}$$

2. Nach 1 Tag im $CaCl_2$-Exsikkator,

$$l_A = 84{,}18, \quad l_I = 85{,}52 : \Delta l = 8{,}66$$
$$r_A = 1{,}73 \text{ mm.}$$

3. Nach dem 22 Stunden langen Austrocknen bei 110°C,

$$l_A = 93{,}03, \quad l_I = 83{,}08 : \Delta l = 9{,}95$$
$$r_A = 1{,}49 \text{ mm.}$$

D.h. der Krümmungsradius wird mit der Zunahme des Austrocknungsgrades kleiner und kleiner, und den berechneten Wert können wir tatsächlich manchmal an der getrockneten unverletzten Klappe von *Glycine* sehen. Beim Austrocknen kommt freilich auch die Abnahme der Gewebedicke vor, aber dies verstärkt vielmehr die Krümmung der Klappe, weil nach der oben gezeigten Formel der Krümmungsradius proportional zur Dicke abnehmen muß.

Sowohl die abgesonderte Außenschicht, als auch die Innenschicht selbst, kann sich bei Austrocknung krümmen. Daß das Bewegungsgewebe allein wie die unverletzte Klappe oder noch stärker tordieren kann, ist schon früher bemerkt worden (ZIMMERMANN u.a.), da bisweilen die Wirkung des Widerstandsgewebes für Schleuderbewegung und Krümmung vernichtet wurde. Die Außenschicht krümmt sich aber auch an



Abb. 10. Die Krümmung der unverletzten Tochterklappe (rechts) einer Hülse, und die der isolierten Außen- (in der Mitte) und Innenschicht (links) derselben Hülse.

Glycine und *Wistaria* stets in der gleichen Richtung der unverletzten Klappe oder des Bewegungsgewebes (vgl. Abb. 10 u. Tab. 18). Deswegen kann die Außenschicht in einigen Fällen bei der Krümmung der Hülse mitwirken, jedoch besteht die Krümmung nur in schwachem Grade. Diese Krümmung muß durch die Schrumpfungsdifferenz zwischen dem Außenteil (E_a+W) und Innenteil (P) in der Außenschicht verursacht werden. Wie in Tab. 12 gezeigt, kann sich das Parenchym in Richtung stärker als E_a und W schrumpfen.

TABELLE 18. Krümmung der Klappe und der isolierten Außen- und Innenschicht von *Glycine*.

	mm	K	A	I
2. Dez. (18,9°, 15,2°)	L	24,5	28,5	23,0
	p	12	24	11
	2ρ	5	6	4
3. Dez. (17,0,° 13,8°)	L	24,0	28,5	24,0
	p	13	23	10
	2ρ	5	7	4

Der Krümmungsradius des isolierten Bewegungsgewebes betrug an *Glycine* bis zu 2 mm oder er war noch kleiner. Zu dieser Krümmung muß die Überschrumpfung der Innenseite gegen die Außenseite vorhanden sein. Die Größe ist

$$\Delta l = \frac{d \cdot l}{r_A} = \frac{0.071\ \text{mm} \cdot 100}{2\text{mm}} = 3,55\% \ (\bar{d}_B = 0,071\ \text{mm})$$

Die gleiche Schrumpfungsdifferenz konnte ich schon an B_Q und B_L von *Wistaria* feststellen (s. Tab. 13). D.h. im Gleichgewichtszustand mit

Luft von 18°C und 60% ist $\Delta B_{L\perp}$ etwa 3,2% größer als $\Delta B_{Q\perp}$. Aber das Bewegungsgewebe von *Wistaria* kann sich mit dieser Schrumpfungsdifferenz nie so stark krümmen, weil dessen Dicke 0,65 mm beträgt. Der berechnete Krümmungsradius für B von *Wistaria* ist 1,91 cm, und den gleichen können wir öfters tatsächlich an dem Gewebe finden. Die anatomische und submikroskopische Struktur des Bewegungsgewebes der beiden Arten ist, wie schon beschrieben, identisch, so dürfte die große Möglichkeit bestehen, daß die Überschrumpfung von 3,5% in B_L von *Glycine* beim Austrocknen der Klappe hineintreten kann.

Der Wirkung der Bauch- und Rückennaht auf die Schleuderbewegung müssen wir zuletzt eine Betrachtung geben. Nach ZIMMERMANN spielte das mechanische Gewebe von N_B und N_R beim Krachen der Hülse und für das darauffolgende Tordieren der Klappen keine Rolle, oder es hatte vielmehr eine verhindernde Wirkung. Aber HILDEBRAND bemerkte schon recht, daß die parenchymatischen Trennungsgewebe zwischen je zwei Bastfaserbündeln an beiden Nähten für das Krachen sehr bedeutungsvoll sind. Ich muß hier auch weitere Mitwirkung dieser mechanischen Gewebe behaupten. Da $\Delta N_{B//}$ und $\Delta N_{R//}$ nur 1,0% bzw. 1,3%, aber $\Delta N_{B\perp}$ 10,6% und $\Delta N_{R\perp}$ 8,1% war, so können diese mechanischen Gewebe beim Austrocknen die dazwischen hineintretende, schwache Zellage mächtig nach beiden Seiten ziehen. Diese Kraft und die Spannung zwischen dem Bewegungs- und Widerstandsgewebe spalten die Hülse an dem Trennungsgewebe der Nähte in zwei Klappen. Dabei kommt die Öffnung stets zuerst an der Bauchnaht, d.h. an der Seite der Placenta, vor, dadurch werden die Bohnen, wie schon erwähnt, plötzlich nach beiden Seiten ausgeschleudert. An welchem mechanischen Bau kommt das erstere Abspalten der Bauchnaht vor? Das Trennungsgewebe von N_B ist schwächer als dasselbe von N_R, im Gegenteil das mechanische Gewebe an N_B stärker als N_R gebildet, und doch ist bemerkenswert, daß bei der Austrocknung jene etwa 2% mehr als diese schrumpfen kann. Daß aber die schon abgespaltenen feuchten Klappen mit dem Austrocknen sich stets zuerst von der Bauchnaht öffnen, ist nur mit diesen Beschaffenheiten ungelöst geblieben. Die Hülse der Papilionaceen entwickelt sich von einem monokapeligen Fruchtknoten. Daher teilt sich das mechanische Gewebe der Bauchnaht dicht unten dem Fruchtstiel in zwei Bündel, aber die zwei Bastfaserbündel der Rückennaht halten noch etwa 5 mm lang des oberen Teiles zusammen (vgl. Abb. 11). Infolgedessen teilt sich die Hülse an der Bauchnaht tierfer als an der Rückennaht.

Die genäßte Klappe krümmt sich mit höherem Wassergehalt stärker als die trocken gebliebene, wie schon früher beschrieben worden. An der unverletzten Hülse wird zuerst die Außen-Epidermis und nächstens das Widerstandsgewebe getrocknet, jedoch wird auch das Bewegungsgewebe mit dem Trockenwerden der äußeren Schichte zugleich schnell



Abb. 11. Querschnittansichten einer *Glycine*-Hülse. Nach oben Bauchnaht, nach unten Rückennaht. Schwarz gestrichen = Holzteil; doppelt schraffiert = Bastfaserbündel; punktiert = Parenchym; schraffiert = Widerstands- und Bewegungsgewebe.

getrocknet. Die Abhärtung kommt zuerst am Widerstandsgewebe vor. Deswegen wird die Krümmung des Bewegungsgewebes selbst durch die

Außenschicht, besonders durch das Widerstandsgewebe gehemmt. Aber die genäßten Klappen verloren zuerst Wasser von dem Bewegungsgewebe, und so kann es schon stark schrumpfen, wenn die Außenschicht noch mit höherem Wassergehalt zart bleibt. Daher wird die Krümmung der ganzen Klappe hauptsächlich von dem dabei schon stark krümmenden Bewegungsgewebe bestimmt. Die Abhärtung der Außenschicht folgt darauf. Hierüber habe ich einen einfachen Versuch gemacht; eine Hülse, die einmal mit Wasser völlig getränkt wurde, trocknete ich ohne Verletzung. Nach genügendem Austrocknen teilte ich sie, aber die Tochterklappen können sich nicht so stark krümmen wie die von Anfang an geteilten. In der Natur kommt diejenige Krümmungsverstärkung der abgespaltenen Klappen mit Regen, Tau oder öfters Luftfeuchtigkeitszunahme vor. Die durch Befeuchtung gerade gedehnten Klappen rollen sich bei danach folgender Trockenheit der Luft oder in blendendem Sonnenlicht sehr schnell und sehr stark ein.

Aber an der Hülse von *Vicia sativa* konnte ich das schnelle Tordieren der natürlich gekrachten Tochterklappen sehen. Als die Ursachen der Verschiedenheit der Krümmung der trocken bleibenden Klappen von *Glycine* und *Vicia* möchte ich zuerst das Dickenverhältnis der Außenschicht und des Bewegungsgewebes anführen. An *Glycine* ist das Bewegungsgewebe etwas dünner als die Außenschicht, d.h. im Mittel ist d_B 0,071 mm und d_A 0,088 mm. Aber an *Vicia sativa* ist d_B 0,121 mm und d_A 0,060 mm, oder das Bewegungsgewebe hat doppelte Dicke der Außenschicht. So könnte die Außenschicht von *Vicia* nicht so stark wie die von *Glycine* der Wirkung des Bewegungsgewebes widerstehen.

Die nach dem Krachen noch getrocknet bleibenden Klappen können sich auch freilich durch weitere Austrocknung noch stärker krümmen, weil ΔB, wie schon erwähnt, auch an kleinerem Wassergehalt ziemlich stark zunimmt.

Die Krümmung der Klappe wird hauptsächlich von dem Bewegungsgewebe bestimmt, aber der Krümmungsgrad der ganzen Klappe pflegt nach dem Widerstand der Außenschicht in gewissem Grade modifiziert zu werden.

Zusammenfassung

1. Die allbekannte Schleuderbewegung der Papilionaceen-Hülse wird an der Sojabohne, *Glycine Max* MERRILL, ausführlich untersucht, mit besonderer Berücksichtigung der submikroskopischen Struktur, die Wassergehaltsveränderung und die sie begleitete Schrumpfung und die Elastizität des Klappengewebes.

2. Unter der einschichtigen Außen-Epidermis liegt eine dichte Schicht von prosenchymatischen Zellen, oder das „Widerstandsgewebe".

Die Zellen ordnen sich mit der Hülsenachse in einem Winkel von 41° an. Darunter kommen einige Schichten von elliptischen Parenchymzellen vor, deren Längsachse zur Hülsenachse senkrecht ist. Innerhalb des Parenchyms finden wir ein weißes hartes Gewebe, d.h. das „Bewegungsgewebe". Die Zellen, die eine dicke verholzte Zellwand haben, reihen sich zu den Widerstandszellen beinahe senkrecht, oder genauer in einem Winkel von 96°. Die Innen-Epidermiszellen haben eine sehr zarte Wand und sind wahrscheinlich mechanisch wirkungslos.

3. Polarisationsoptisch und auch röntgenographisch wurde die Hauptrichtung der Zellulose-Mizellen in der Zellwand bestellt. In den Widerstandszellen ordnen sich die Mizellen ziemlich streng längs der Zellenachse an, aber an den Parenchymzellen ist die Hauptrichtung quer zur Zellenachse, jedoch die Mizellen liegen ganz zerstreut. Aber das Bewegungsgewebe ist submikroskopisch nicht einheitlich, weil die äußeren 1–3 Zellschichten optisch negativ, aber die inneren 3–5 optisch positiv sind. An der dicken Zellwand der ersteren entwickeln sich zahlreiche Tüpfel sehr gut, aber die Zellen der letzteren haben eine an Tüpfeln arme, verhältnismäßig dünne Wand. Die Mizellen ordnen sich an dieser beinahe der Zellenachse parallel an (Längsschicht), aber an jener sehr unregelmäßig oder vielmehr im großen und ganzen in der queren Richtung (Querschicht). Die Bastfaser der Bauch- und Rückennaht zeigt schiefe Mizellenanordnung, jedoch ist sie optisch positiv.

4. Der Wassergehalt der Hülse schwankt gemäß dem Tagesverlauf der Luftfeuchtigkeit ziemlich weit. Gegen Mittag sinkt er minimal, bisweilen bis zu 8% (pro Trockengewicht 1 Tag in 110°C) ab. Am frühen Morgen und in der Nacht beträgt er aber etwa 20%. Mit dem 10%ig. Wassergehalt, daher zwischen 11 und 12 Uhr des klaren Tages, kommt das Aufspringen der *Glycine*-Hülse vor.

Die Hülse öffnet sich rasch an der Bauchnaht, dann folgt die Abspaltung der Hülse in zwei Tochterklappen. Dabei werden die Bohnen etwa 1 m oder noch weiter ausgeschleudert. Die wassergetränkte Klappe krümmt sich schon mit dem Wassergehalt von 25%, und durch Austrocknen schneller und stärker als die natürlich gekrachte Hülse.

5. Die Evaporation der feuchten Klappe ist durch die Außen-Epidermis sehr klein, beträgt aber durch die Innen-Epidermis nicht selten über 90% für die Evaporation des mit destilliertem Wasser getränkten Filtrierpapierstückchens. Die hygroskopisch gebundene Wassermenge im Bewegungsgewebe ist etwa eine Hälfte oder zwei Drittel der Außenschicht. Daher kann das Bewegungsgewebe unter ein und derselben Bedingung weit schneller als die Außenschicht oder das Widerstandsgewebe trocknen.

6. Die durch Austrocknen hervorgerufene Schrumpfung des Gewebes ist stets stärker in der tangentialen Richtung des betreffenden Gewebes als in der longitudinalen, aber die mizellare Struktur der

Zellmembran spielt auch eine große Rolle für die anisotrope Membrankontraktion. Ein Klappenstückchen schrumpft in der tangentialen Richtung zum Bewegungsgewebe über 7%, aber in der longitudinalen ca 4%. Die isolierte Außenschicht zeigt 15% oder mehrere Schrumpfungen in der tangentialen Richtung zum Widerstandsgewebe, aber 8% in der longitudinalen. Das Parenchym selbst schrumpft tangential ca. 13%, longitudinal 10%. Das Bewegungsgewebe vermindert seine Länge höchstens 1,6%, aber seine Weite nahe 12%, durchschnittlich 0,6% bzw. 11,9%. Die Querschicht und die Längsschicht des *Wistaria*-Bewegungsgewebes schrumpft tangential je 6,1% bzw. 9,3%, longitudinal 2,5% bzw. 1,0%. Die Bastfaserbündel der Bauch- und Rückennaht können tangential ca. 10% schrumpfen, doch longitudinal bloß etwa 1%.

7. Der Elastizitätsmodul des Bewegungsgewebes ist in der Richtung der Faser etwa $3{,}5 \cdot 10^{11}$ dyn/cm², aber in der queren Richtung $0{,}4 \cdot 10^{11}$ dyn/cm². Die Außenschicht ist beinahe isotrop: der Modul etwa $0{,}5 \cdot 10^{11}$ dyn/cm². Die Elastizität aber sinkt mit der Wassergehaltszunahme, besonders an der Außenschicht deutlich, ab. Der Modul der *Wistaria*-Klappe war an der Außenschicht $0{,}1 \cdot 10^{11}$ dyn/cm² (Luftfeucht. 60%), und am Bewegungsgewebe $0{,}47 \cdot 10^{11}$ dyn/cm² (B//).

8. Durch das langsame Austrocknen und die höhere Hygroskopizität der Außenschicht kann das Bewegungsgewebe die genügende Austrocknung und Abhärtung bald vor dem Aufspringen vollenden. Dann findet das Krachen durch die Hauptwirkung des Bewegungsgewebes statt. Dabei öffnet sich die Hülse zuerst an dem parenchymatischen Trennungsgewebe der Bauchnaht, weil die zwei Bastfaserbündel der Rückennaht etwa 5 mm lang unter dem Fruchtstiel zusammenhalten, trotzdem die der Bauchnaht bald unter dem Fruchtstiel zwei geteilt sind. Die darauf folgende Krümmung der Klappen wird nur mit weiterem Austrocknen gefordert, weil eine neue Schrumpfung des Bewegungsgewebes notwendig ist. Die genäßten abgesonderten Klappen zeigen die gleiche Krümmung, welche die stark getrockneten Klappe bald nach dem Krachen haben, schon mit höherem Wassergehalt (etwa 25%), und sie rollen sich schneller und stärker als die letzteren. Dabei trocknet das Bewegungsgewebe vor der Abhärtung der Außenschicht schnell aus, und rollt sich stark ein, so daß die hemmende Wirkung des Widerstandsgewebes beinahe nicht in die Erscheinung treten kann. Die Bastfaserbündel der Bauch- und Rückennaht scheinen auch die Schleuderbewegung durch tangentiale Schrumpfung zu fördern.

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. NAKANO, möchte ich für seine wertvollen Ratschläge bei der Arbeit herzlich danken. Die Untersuchung mit Röntgenstrahlen ist mit der Hilfe von Prof. Dr. M. NISIKAWA, Prof. Dr. M. HIRATA und Dozenten Dr. Y. TAKAGI in dem physikalischen In-

stitüt ausgeführt worden. Bei der polarisationsoptischen Forschung wurde ich von Prof. Dr. S. TSUBOI angeleitet. Den Herren Professoren bin ich für ihre freundliche Leitung und Unterstützung großen Dank schuldig.

BOTANISCHES INSTITUT, NATURWISSENSCHAFTLICHE
FAKULTÄT, KAISERL. UNIVERSITÄT ZU TOKYO

Literatur.

BENECKE-JOST: 1923. Pflanzenphysiologie, 4. Aufl. Bd. II. S. 225–228.

BRAUNER, L.: 1932. Pflanzenphysiologisches Praktikum. II. Teil. S. 95–97. Jena.

BÜNNING, E.: 1939. Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. S. 112–114. Berlin.

EICHHOLZ, G.: 1885. Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienenden Bewegungserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **17**. 543–590.

FREY-WYSSLING, A.: 1935. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.

————: 1936. Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände. Protoplasma, **26**. 261–300.

————: 1937: Über die submikroskopische Morphologie der Zellwände. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **55**. (119)–(132).

v. GUTTENBERG, H.: 1926. Die Bewegungsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. V.

HABERLANDT, G.: 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. 513–518. Leipzig.

HILDEBRAND, F.: 1873–74. Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Jahrb. f. wiss. Bot. **9**. 235–276.

HIRATA, M.: 1933. Rigidity of Wistaria Pod. Sci. Papers of the Inst. Phys. and Chem. Res. **21**.

v. HÖHNEL, Fr. 1884. Über das Verhalten der vegetabilischen Zellmembran bei der Quellung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **2**. 41.

KRAUS, G.: 1866. Über den Bau trockener Pericarpien. Jahrb. f. wiss. Bot. **5**. 121.

KISSER, J.: 1925. Elastizität und Festigkeit pflanzlicher Gewebe. Tab. Biol. I. S. 27–34.

NISHIKAWA, S. und ONO, S.: 1913. Transmission of X-Rays through Fibrous, Lamellar and Granular Substances. Tokyo Su. But. Kw. K., Ser. 2, **7**. 131–138.

SACHS, J.: 1874. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig.

SCHNEIDER, S.: 1935. Untersuchungen über die Samen-Schleudermechanismen verschiedener Rhoeadales. Jahrb. f. wiss. Bot. **81**. 663–704.

SCHOENICHEN, W.: 1924. Biologie der Blütenpflanzen. S. 188–190.

SCHWENDENER, S.: 1887. Über Quellung und Doppelbrechung vegetab. Membranen. Sitzungsber. d. Kön. Preuss. Akad. d. Wiss. **34**. (Zitiert nach GUTTENBERG).

STEINBRINCK, C.: 1878. Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockenen Pericarpien. Bot. Ztg. **36**. 577.

————: 1883. Über den Öffnungsmechanismus der Hülsen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **1**.

———: 1891: Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora, **49**.

———: 1906. Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Ctbl. **26**. 657–677, 721–744.

———: 1913. Der Öffnungsapparat von Papilionaceenhülsen im Lichte der „Strukturtheorie" der Schrumpfungsmechanismen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **31**. 529–535.

TAKAHASHI, M.: 1936. Studies on the mechanism of the bending and wringing of plant bodies. IV. (japanisch.) Bot. Zool. **4**.

TERADA, T., HIRATA, M. u. UTIGASAKI, T.: 1933. On the Mechanism of Spontaneous Expulsion of Wistaria Seeds. Sci. Papers of the Inst. Phys. and Chem. Research. **21**.

ZIMMERMANN, A.: 1881. Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **12**. 542–577.

———: 1883–84. Molekular-physikalische Untersuchungen. I. II. u. III. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **1**. u. **2**.

Karyological studies in *Crocus* III

By K. Karasawa

With 91 text-figures

(Received October 30, 1942)

Contents

Introduction

In my previous papers on *Crocus* cytology (Karasawa 1935, 1937, 1939, and 1940), I referred to a number of *Crocus* species with special reference to abnormal chromosome behavior. Since then I have made further studies of the common *Crocus*, as also investigations into the chromosome number of rare species and chromosome morphology of fifteen *Crocus*, the results of which are described here, together with the taxonomy and geographical distribution of the genus *Crocus*. The expenses of the present investigation were partly defrayed by the Imperial Academy, to the council of which I wish to express my cordial thanks.

Material and method

The materials used in the present studies were mostly obtained from Barr and Tubergen, with a few either from the John Innes Horticultural Institution or from the Tôkyô Nôsan. The root tips were fixed exclusively

with Navashin's fluid, chloral hydrate being sometimes used in order to obtain clear figures. All slides of somatic chromosomes were stained with Heidenhain's iron-alum haematoxylin. The meiotic chromosomes were observed with the aid of aceto-carmine.

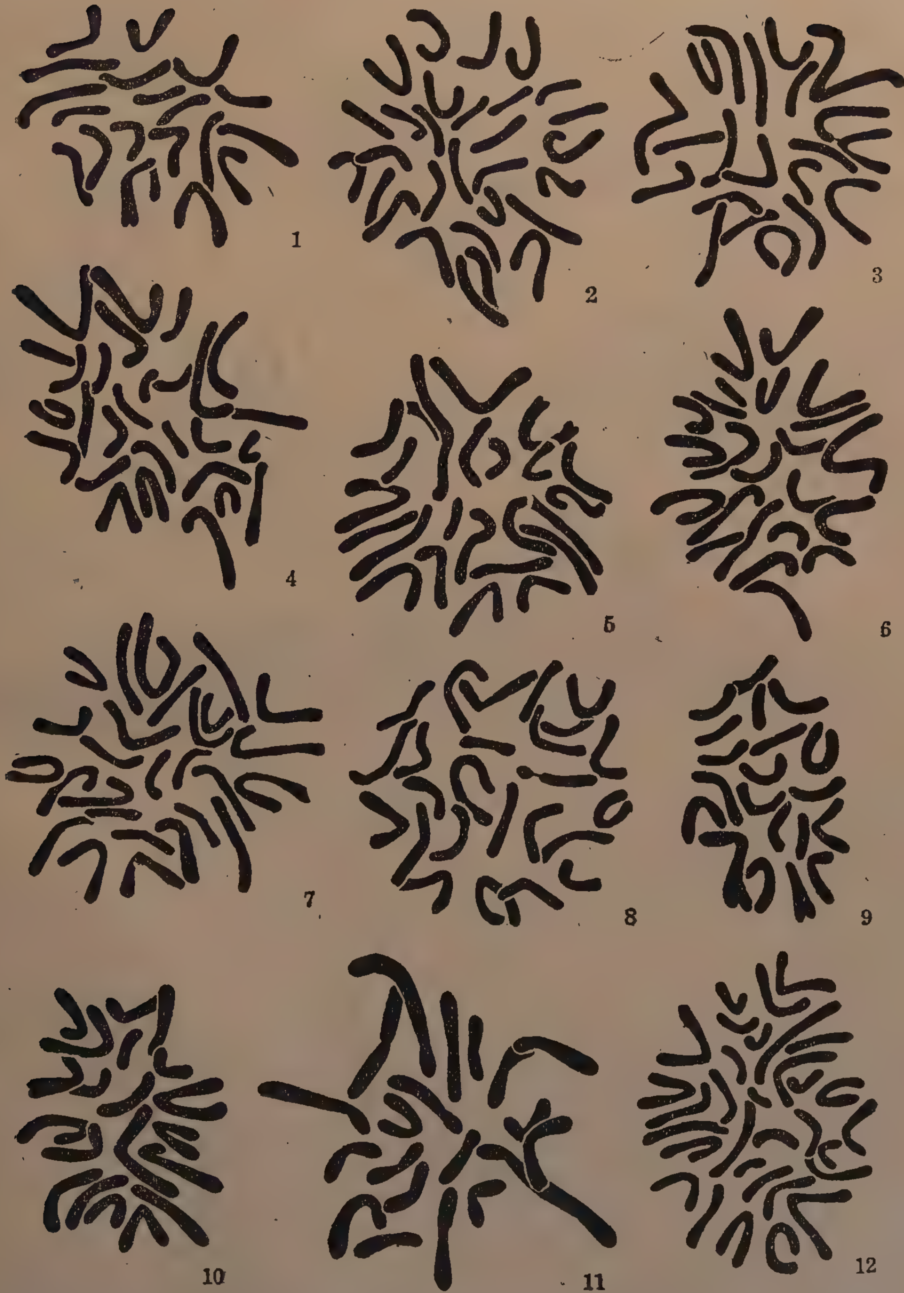
Observations

1. Further observation in the common *Crocus*

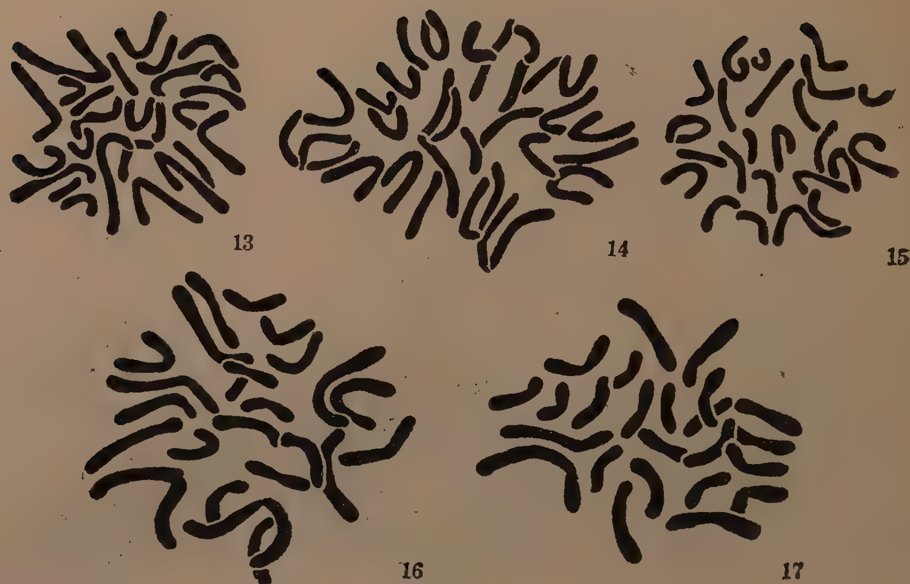
A. The somatic chromosomes

In my earlier paper (Karasawa 1935), I reported that, in examining a number of garden varieties of *C. vernus* which are commonly cultivated in our gardens, I found two polyploid series (the basic chromosome number of the first series being 8, and that of the second series 10). Recently, I extended my studies to 18 garden varieties of *C. vernus*, most of which were newly obtained from Tubergen, while a few of them came from the Tôkyô Nôsan. Counts of the somatic chromosomes of these varieties gave the following results, although my previous report contained the numbers alone of the somatic chromosomes (Karasawa 1942 b).

The variety "*Agnes*" had 20 somatic chromosomes in its root-tip cells (Fig. 1), belonging to the second polyploid series. "*Albion Purple*" contained 29 somatic chromosomes (Fig. 2), being an aneuploid form probably to be derived from either the first or the second polyploid series. In "*Albion*", about the same number of somatic chromosomes were observed. "*Enchantress*" was an aneuploid form, having 21 somatic chromosomes (Fig. 3). In "*Excelsior*", about 29 somatic chromosomes were counted. "*Gladstone*" contained 28 somatic chromosomes in its root-tip cells (Fig. 4). "*Hero*" was a triploid form, having 24 somatic chromosomes of the first polyploid series (Fig. 5); "*Jubilee*" had 23 somatic chromosomes (Fig. 6). The white flowering varieties, "*Kathleen Parlow*" and "*Snow Storm*", both had 23 somatic chromosomes respectively (Figs. 7, 13). In "*Potter*", 25 somatic chromosomes were counted (Fig. 8). "*President Galivan*" and "*Queen Victoria*", both had 20 chromosomes in their somatic cells respectively (Figs. 9, 10), being diploid forms of the second series. Fig. 11 shows the somatic chromosomes of "*Queen Victoria*" treated with chloral hydrate before fixation. As will be seen from the figure, the constrictions of the chromosomes are fairly clear. "*Remembrance*" and "*Striped Beauty*", were both tetraploids, with 32 somatic chromosomes belonging to the first series (Figs. 12, 14). In "*The Bishop*", about 28 somatic chromosomes were observed. Both forms, "*Vanguard*" and "*White Lady*" proved to be triploids of the first series, having 24 somatic chromosomes (Figs. 15, 16). Fig. 17 shows the somatic chromosomes of "*White Lady*" treated with chloral hydrate



Figs. 1–17. Somatic chromosomes of fifteen garden varieties of *C. vernus*. 1, *Agnes*. 2, *Albion Purple*. 3, *Enchantress*. 4, *Gladstone*. 5, *Hero*. 6, *Jubilee*. 7, *Kathleen Parlow*. 8, *Potter*. 9, *President Galivan*. 10, *Queen Victoria*. 11, The same treated with chloral hydrate before fixation, and observed by Zeiss microscope. 12, *Remembrance*.



Figs. 13–17. 13, *Snowstorm*. 14, *Striped Beauty*. 15, *Vanguard*. 16, *White Lady* (observed by Zeiss microscope). 17, The same treated with chloral hydrate before fixation and observed by Zeiss microscope. ×2400.

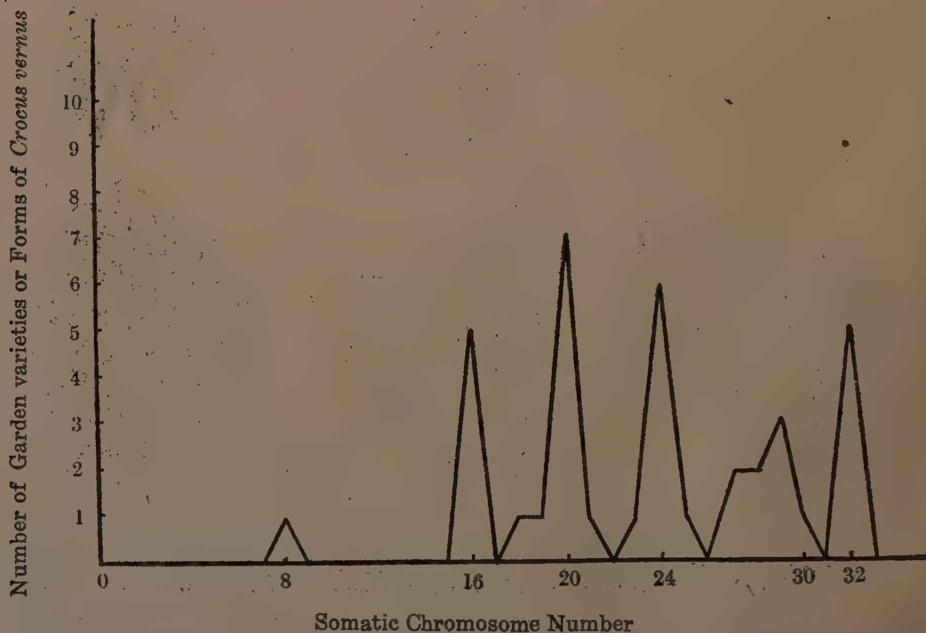


Fig. 18. The graph denoting chromosome variations in the garden varieties of *C. vernus*.

before fixation, the chromosomes being somewhat shortened. The graph (Fig. 18) illustrates the variations in the somatic chromosome number just described, together with those of the varieties of *C. vernus* that have been already reported (Karasawa 1932, 1935); two of them have been studied by Mather (1932). The peaks of the graph correspond to members of the two polyploid series; the peaks of aneuploid forms were, however, low. The peak of 8, the variety "*albus*" (cf. Karasawa 1940) seems to be a haploid member. However, so far as our present knowledge goes, we cannot definitely say it as a haploid. It is noteworthy that the peak of 30, contrary to our expectation, is very low, whereas those of 29, 28, and 27, i.e., the numbers nearest to 30 are comparatively high.

B. The meiotic chromosomes

In my previous paper (Karasawa 1935), I dealt with only the meiotic chromosomes of each member of the first polyploid series, without touching on those form of the second series.

King of the White (2n = 20)

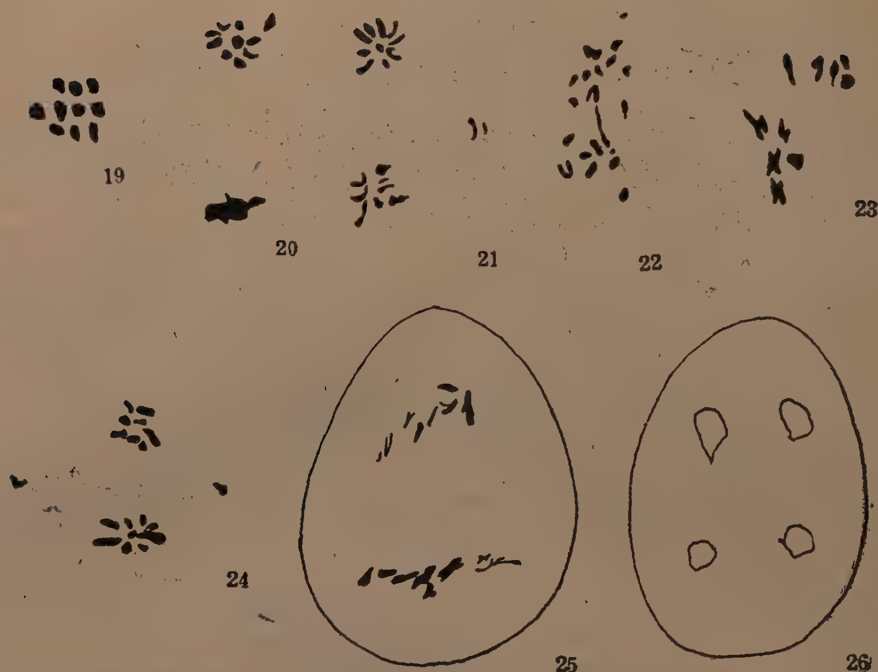
This form represents a diploid member of the second polyploid series. As expected, 10 bivalents were usually observed at the first metaphase of the meiosis (Fig. 19). Most of the reduction divisions seemed to proceed normally (Figs. 20, 26), some of which either lagged or were distributed unequally (Figs. 21–24). Sometimes abnormal behaviors of the chromosomes were observed in the second division (Fig. 25). The mature pollen grains were somewhat deformed. Similar meioses were observed in other diploid forms "*Maximilian*" and *Zaxass*".

Pallas (3n = 30)

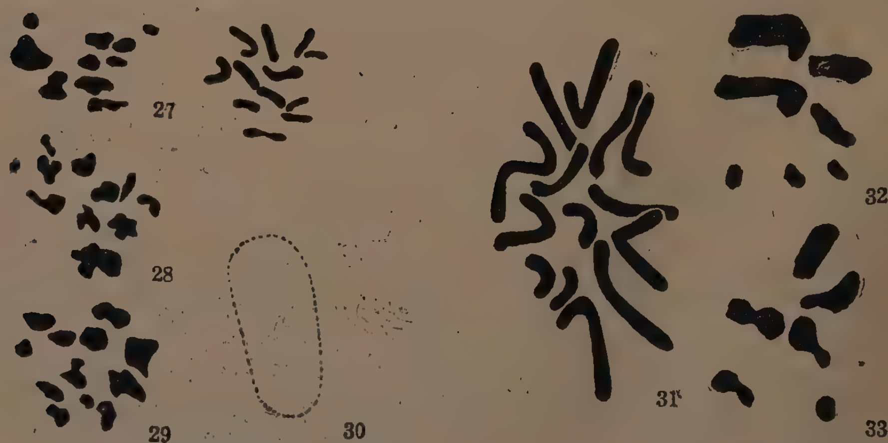
Being triploid, 10 trivalents were usually observed (Fig. 27). Sometimes, however, the conjugations of the meiotic chromosomes were variable, forming either 11 chromosomal elements or 12 chromosomal elements (Figs. 28, 29). Owing to its triploidy, the reduction divisions were very irregular (Fig. 30), resulting in markedly deformed pollen.

Large Yellow (2n = 14) [*C. maesiacus*]

The yellow flowering *Crocus* "*Large Yellow*", probably belonging to *C. maesiacus*, is commonly cultivated in our gardens. In an earlier paper (Karasawa 1935), I reported on the meiotic chromosomes of a strain with 15 somatic chromosomes. The strain to be presented here had 14 somatic chromosomes (Fig. 31). Seven chromosomal elements were usually found (Fig. 32) at the first metaphase of the meiosis. The



Figs. 19–26. Meiotic chromosomes of *King of the White*. 19, Ten bivalents at the first metaphase. 20–24, First division. 25–26, Second division. ×800.



Figs. 27–30. Meiotic chromosomes of *Pallas*. 27–29, Various conjugations of meiotic chromosomes at the first metaphase. 30, First division. ×1200.

Figs. 31–33. Somatic and meiotic chromosomes of *Large Yellow*. 31, Somatic chromosomes (2n=14). ×2400. 32–33, Meiotic chromosomes at the first metaphase. ×1200.

smallest chromosomal elements seen in the figure are probably univalents, the larger elements being either bivalents or trivalents. The conjugations of the meiotic chromosomes were variable (Fig. 33), the data being shown in table 1.

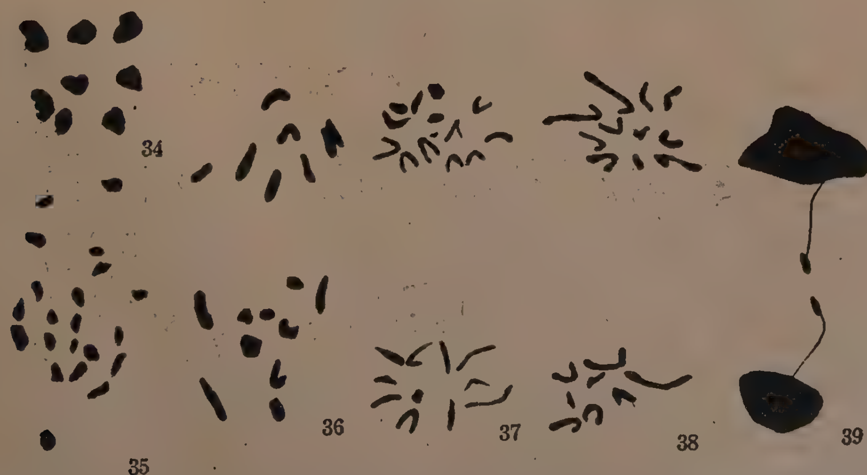
TABLE 1

Chromosomal elements	5	6	7	8	9	Total
Frequency	3	2	20	1	6	32

The appearance of trivalents may suggest that this strain might be triploid, its basic number being yet unknown. Sometimes, restitution nucleus that might produce giant pollen twice as big as the normal were observed. The reduction divisions were very irregular, resulting in polyspory. The herb was completely sterile.

Saffron (3n=24) [*C. sativus*]

As already stated in my paper (Karasawa 1933), the common Saffron was found to be an autotriploid herb; in other word, it contains 8 trivalents in the P.M.C. and 24 somatic chromosomes in its root-tip cells. Gates and his student Pathak (Gates and Pathak 1938; Pathak 1940), who have ascertained the presence of three Sat-chromosomes in the somatic metaphase, strongly supported this cytological finding. Pathak (1940) wrote—"*Crocus sativus* has been suggested by Karasawa (1933) to be an autotriploid. This is strongly supported by the chromosome



Figs. 34–39. Meiotic chromosomes of Saffron. 34, Eight trivalent chromosomes at the first metaphase. 35-39, Various chromosome distributions in the first division. ×1200.

morphology, where sets of three homologous chromosomes may be recognized, with three satellites attached to the nucleolus in prophase." Re-examination of the herb revealed that 8 trivalents were usually observed (Fig. 34). Owing to its triploidy, the reduction divisions were very irregular, as will be seen from the figures (Figs. 35–39). The frequency in occurrence of the young daughter cells in the P.M.C. that was examined this time, may be seen from table 2.

TABLE 2

Young daughter cells in the P.M.C.	4	5	6	7	Total
Frequency	81	13	7	1	102

2. Additional chromosome number in rare *Crocus*

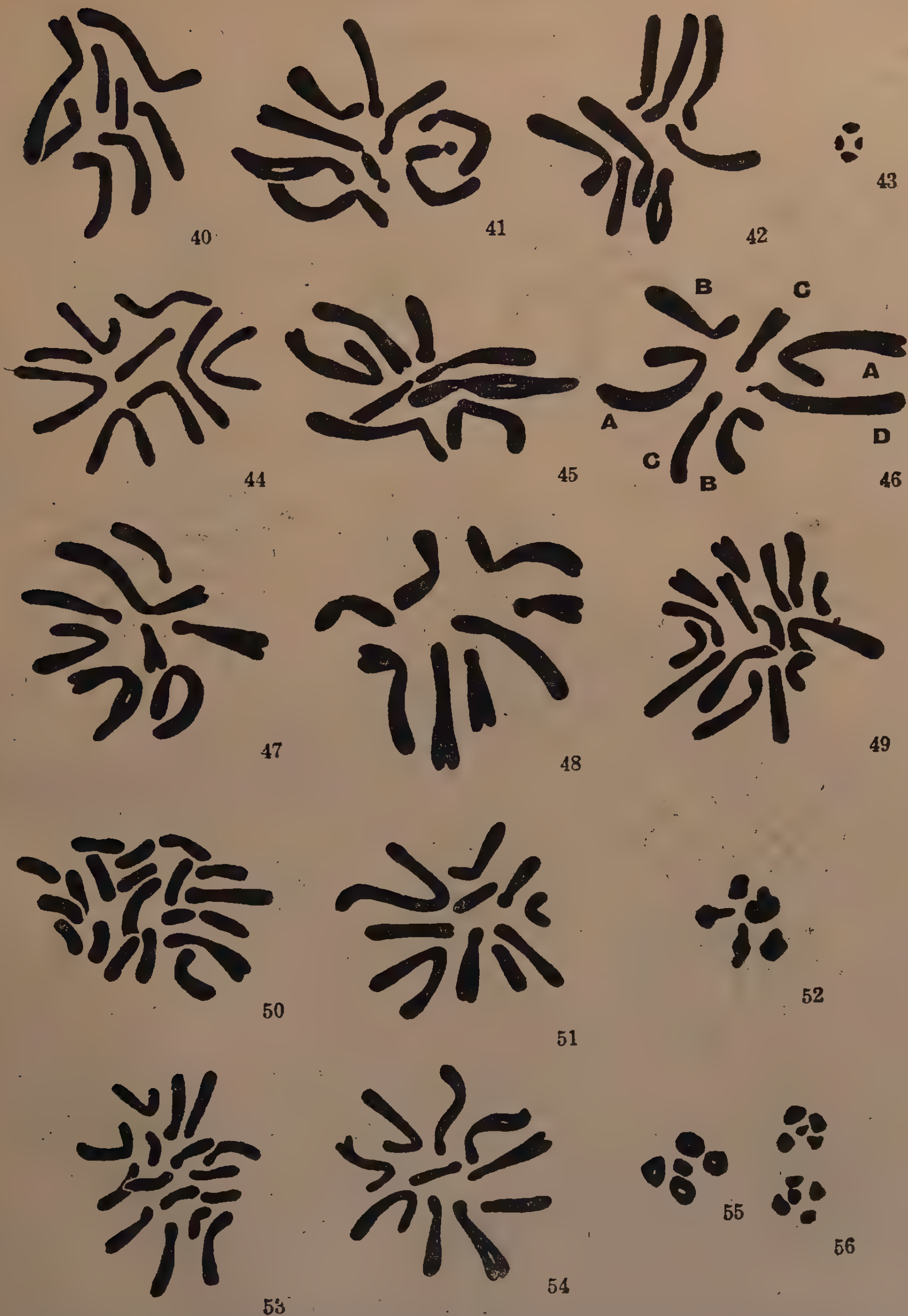
Studying a number of rare *Crocus* that are not cultivated in our gardens, the following results were obtained (only the number of the chromosomes were briefly reported in Karasawa 1942 b).

C. aerius "*Gray Lady*", as observed by Mather (1932) and Pathak (1940), had 8 somatic chromosomes (Fig. 40). Two garden varieties of *C. aureus*, namely, "*maesiacus*" and "*sulphureus concolor*", had each 8 somatic chromosomes (Figs. 41, 42). Usually, four bivalents were counted in the first metaphase of the meiosis of the latter variety (Fig. 43).

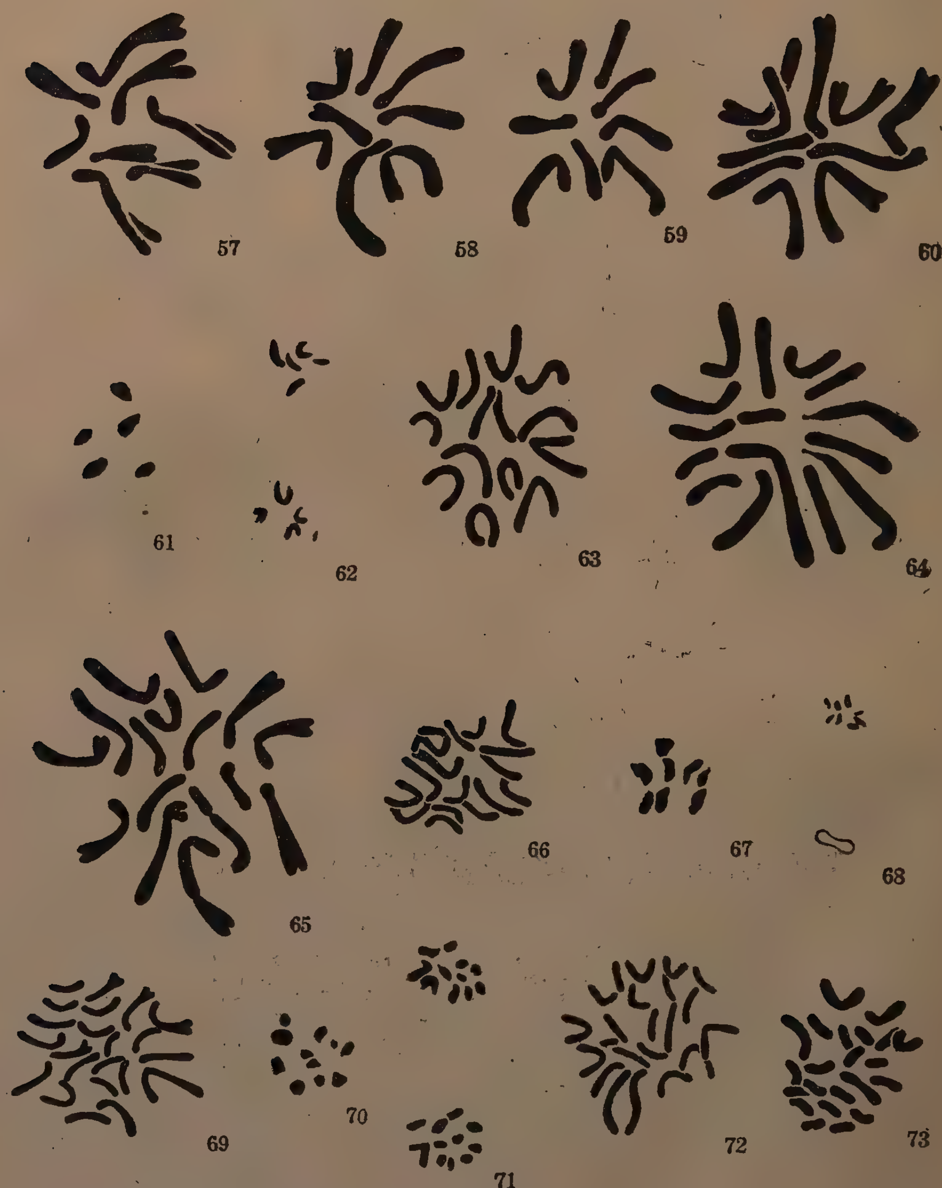
Nine somatic chromosomes were observed in *C. banaticus* (Fig. 44), which is closely allied to *C. vernus*. The mature pollen grains were markedly deformed, due probably to odd somatic chromosome complement. From its chromosome morphology, its chromosome formula may be 2n–1.

Studying some garden varieties of *C. biflorus*, 8 somatic chromosomes were found in "*argenteus*" (Fig. 45). "*Barrii*" had 7 somatic chromosomes (Fig. 46), as observed by Mather (1932). As will be seen from the figure, a pair of chromosomes, designated D, lacked its partner; the chromosome formula, therefore, being 2n–1=2A+2B+2C+D. "*Parkinsonii*" contained 8 somatic chromosomes in its root-tip cells (Fig. 47). "*Pusillus*" had 8 somatic chromosomes (Fig. 48), agreeing with Mather's result (1932). All these varieties seemed to have similar karyotypes. The chromosome numbers of the remaining two varieties, "*Weldeni*" and "*Weldeni albus*", were differenced from those of the above mentioned varieties, namely, the former fifteen (Fig. 49), and the latter twenty (Fig. 50). Since five or six chromosomal elements were observed in the P.M.C. of "*Weldeni*", so this herb is believed to be a triploid form of *C. biflorus*.

As counted by Heitz (1926), *C. cancellatus* had 10 somatic chromosomes (Fig. 51), whereas Mather (1932) observed in it 16 somatic chromosomes. In diakinesis as well as in metaphase, five bivalents were



Figs. 40–56. Somatic chromosomes of rare *Crocus*, with a few meiotic chromosomes. All somatic chromosomes, except that of *C. banaticus*, were magnified about 2400 times. 40, *C. aerius* "*Gray Lady*" (2n=8). 41, *C. aureus maesiacus* (2n=8). 42, *C. aureus sulphureus concolor* (2n=8). 43, Four bivalents at the first metaphase of the same variety. ×1200. 44, *C. banaticus* (2n=9). Magnified about 3000 times. 45, *C. biflorus argenteus* (2n=8). 46, *C. biflorus Barrii* (2n=7). 47, *C. biflorus Parkinsonii* (2n=8). 48, *C. biflorus pusillus* (2n=8). 49, *C. biflorus Weldeni* (2n=15). 50, *C. biflorus Weldeni albus* (2n=20). 51, *C. cancellatus* (2n=10). 52, Five bivalents at the first metaphase of the same variety. ×1200. 53, *C. cancellatus albus* (2n=16). 54, *C. chrysanthus Canary Bird* (2n=10). 55–56, First division of the same variety. ×1200.



Figs. 57–73. 57, *C. chrysanthus E. A. Bowles* (2n=8). 58, *C. chrysanthus E. P. Bowles* (2n=8). 59, *C. chrysanthus Snow Bunting* (2n=8). 60, *C. reticulatus* (2n=10). 61–62, First division of the same species. ×1200. 63, *C. Heufellianus* (2n=14). 64, *C. Kittiwake* (2n=15). 65, *C. Sieheanus* (2n=16). 66, *C. Tomasinianus* (2n=16). 67–68, First division of the same species. (Fig. 67 was magnified about 1600 times, Fig. 68 being 800 times). 69, *C. asturicus* (2n=22). 70–71, Normal first division of the same species. ×1200. 72, *C. corsicus* (2n=22). 73, *C. dalmaticus* (2n=22).

usually observed (Fig. 52). The variety "*albus*" contained 16 somatic chromosomes (Fig. 53). At meiosis, the chromosome behavior observed was normal. Judging from the chromosome morphology, the variety "*albus*" seems to have been derived from the species *cancellatus* as a result of fragmentation of certain somatic chromosomes, seeing that the total length of the chromosomes of *albus* was almost equal to that of *cancellatus*.

The garden varieties of *C. chrysanthus*, "*E. A. Bowles*", "*E. P. Bowles*" and "*Snow Bunting*", all had 8 somatic chromosomes (Figs. 57–59), whereas "*Canary Bird*" contained 10 chromosomes in its somatic cells (Fig. 54). At the first metaphase of the meiosis of "*Canary Bird*", five bivalents were usually counted (Fig. 55). The meiosis mostly ran a regular course (Fig. 56).

C. reticulatus, as counted by Mather (1932), proved to have 10 somatic chromosomes (Fig. 60). Figs. 61, 62 showed normal first division of its meiosis. *C. Heufellianus* (species novae distributed as *C. Heufellianus*) which is allied to *C. vernus*, as counted by Mather (1932), contained 14 somatic chromosomes (Fig. 63). Fifteen somatic chromosomes (Fig. 64) were detected in *C. Kittiwake*, which is sold by Barr as the seedling of *C. biflorus*. Due probably to odd somatic complement, the mature pollen were markedly deformed. *C. Sieheanus*, according to Barr's catalogue, is a very free flowering variety from the Near East, with clear rich brilliant orange-yellow flowers, shading down into a glistening yellow. Its taxonomy is still unknown. Sixteen somatic chromosomes were clearly counted in this herb (Fig. 65).

C. Tomasinianus proved to have 16 somatic chromosomes (Fig. 66), as observed by other worker (Mather, 1932, Brittingham, 1934, and Pathak, 1940). Owing to fat and granules in the cytoplasm, observation of the meiotic chromosomes was rather difficult. Figs. 67, 68 showed normal first division. In a few cases, restitution nucleus, and the giant pollen grains twice as big as the normal that might have been derived from the restitution nucleus, were observed.

As found by Heitz (1926), though his count was inconclusive, and also by Mather (1932), *C. asturicus* was found to have 22 somatic chromosomes (Fig. 69); eleven bivalents were usually counted at the first metaphase of the meiosis (Fig. 70). Reduction division was mostly normal (Fig. 71).

The somatic chromosome number of *C. corsicus* was 22 (Fig. 72), as counted by Mather (1932). The same number of somatic chromosomes was counted in *C. dalmaticus* and *C. medius* (Figs. 73, 74), although the chromosomes of the two species differ in both size and shape.

Mather (1932) counted 16 somatic chromosomes in *C. hadriaticus*, which is closely allied to *C. sativus*, whereas my material that came from

Barr proved to be triploid, having 24 somatic chromosomes (Fig. 75). In *C. minimus,* which has the smallest flower of all the genus *Crocus*, 24 somatic chromosomes were counted (Fig. 76). *C. iridiflorus* had 26 somatic chromosomes (Fig. 77), agreeing with Mather's result (1932), although Heitz (1926) counted about the same chromosome number in it. The somatic chromosome number of *C. laevigatus Fontenayii* was detected to be 26 (Fig. 78), as observed by Mather (1932). *C. nivius,* with a milky white flower, contained 26 somatic chromosomes (Fig. 79). In *C. versicolor picturatus,* 13 bivalents were counted at the first metaphase of the meiosis (Fig. 80). Reduction division seemed to proceed normally in about half of the P.M.C., while in the remainder, the meiotic chromosomes behaved abnormally, as seen in Fig. 81. The chromosome number of *C. longiflorus* was 14 in haploid (Fig. 83) and 28 in diploid (Fig. 82). Mather (1932) counted about the same number of somatic chromosomes.



Figs. 74–86. 74, *C. medius* (2n=22). 75, *C. hadriaticus* (2n=24). 76, *C. minimus* (2n=24). 77, *C. iridiflorus* (2n=26). 78, *C. laevigatus Fontenayii* (2n=26). 79, *C. nivius* (2n=26). 80–81, First division of *C. versicolor picturatus* (n=13). ×1200. 82, *C. longiflorus* (2n=28). 83, Fourteen bivalents at the first metaphase of the same species. ×1600. 84, *C. Pestallozzae* (2n=28). 85, *C. Tournefortii* (2n=30). 86, Fifteen bivalents at the first metaphase of the same species. ×1200.

C. Pestallózzae contained 28 somatic chromosomes (Fig. 84). The somatic chromosome number of *C. Tournefortii* proved to be 30 (Fig. 85), the same as that counted by Mather (1932) and Pathak (1940). At meiosis, 15 bivalent chromosomes were observed (Fig. 86). Reduction division took place normally, resulting in normal pollen tetrads. In the last species, *C. nudiflorus* had about 46 somatic chromosomes, i.e., the highest number throughout the genus *Crocus*, the same result having been obtained by Mather (1932).

As has been reported already (Karasawa 1937, 1940), the genus *Crocus* showed abundant chromosome variation and a unique chromosome series, the haploid number ranging from 3 to 15, among the thousands of higher plants. The graph (Fig. 87) shows the chromosome variation in the genus *Crocus*, together with that of the genus *Crepis*. Although this graph was first drawn by Mather (1932), the data used in it are of more recent date from Babcock and Cameron (1934), and Karasawa (1942 b). The species with odd somatic chromosome number, for example, *C. banaticus*, the species of asynaptic nature, for example, *C. stellaris*, and the species of which no description is available, for example, *C. Sieheanus*, were omitted from the graph.

As will be seen from this graph, the genus *Crocus* has definitely a small and irregular distribution, no gap being found between haploid numbers 3 to 15. On the other hand, the genus *Crepis* has the high peak of 4 in haploid number, reaching to as many as 59 species. From

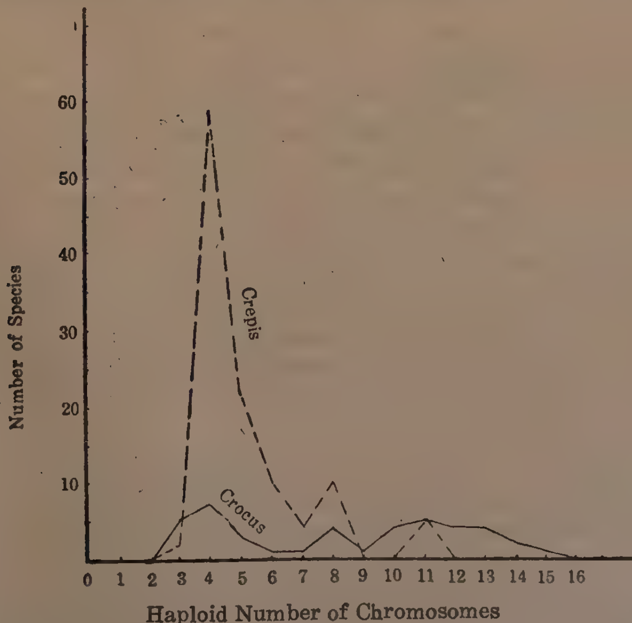


Fig. 87. The graph showing chromosome variations of *Crocus* and *Crepis*.

this peak, the curve gradually falls away in a fairly regular manner, although gaps of 9 and 10 in haploid number were found.

As to the predominance of *Crepis* with 4 in haploid number, some cytologists, such as Darlington (1937) and Mather (1932), regard it as the original number for the genus *Crepis*. But, according to Babcock and Cameron (1934), although 8 is the most prevalent diploid number in the genus, 10 must be considered more primitive than 8, because of two reasons: (1) the most primitive species in the genus, such as *sibrica, pontana* and *albida*, have 10, (2) no species with ten chromosomes are as greatly reduced or specialized as some of the species with eight chromosomes.

According to Mather (1932), the difference between the curve of *Crocus* and *Crepis* shown in the graph may be due to two reasons, namely, (a) *Crepis* shows an earlier stage in evolution of such a series as that found in *Crocus,* (b) the relatively more unbalanced forms have been weeded out by the sexual life cycle of *Crepis,* persisting as clones in *Crocus*. The first part of his view, however, cannot be accepted at present, until further studies have been made of *Crocus*. The second is acceptable to some extent in explaining the evolution of *Crocus*.

3. Chromosome morphology in fifteen *Crocus* with low chromosome number

Since the genus *Crocus* comprises a fairly large number of species with remarkably low chromosome number, it furnishes excellent materials for chromosome morphology (cf. Karasawa 1937, 1939 and 1940).

Chromosome morphology—Comparative study of chromosome have made clear not only the morphological characters of chromosomes but also the relationship between species, especially when crossing experiment is difficult to execute. However, a few exceptions to this rule are known. In order to ascertain the genom mechanisms of each *Crocus* species, I made crossing experiments of various species, but without success. Seed germination tests were also made in a number of *Crocus*. It takes at least four years that the seedlings grow up mature corms.

The best example of chromosome morphology is that furnished by the genus *Crepis* (Navashin 1925; Babcock and Cameron 1934). Fig. 88 illustrates the haploid sets of each of 15 *Crocus*. We shall now refer to the karyotypes of these *Crocus*.

1. *C. Balansae* (2n=6). The somatic complement consists of one pair of J-shaped, another of longer J-shaped, and still another of i-shaped chromosomes. The chromosome formula may be given as $2n=2J+2J'+2i$.

2. *C. candidus subflavus* (2n=6). The karyotype of this herb was very similar to that of the former species, the chromosome formula being $2n=2J+2J'+2i$.

3. *C. hyemalis* (2n=6+2f). As already reported (Karasawa 1940), the karyotype consists of one pair of V-shaped, the other of J-shaped, still other of slightly smaller J-shaped chromosomes with a minute satellite and two dumb-bell shaped fragments. The chromosome formula

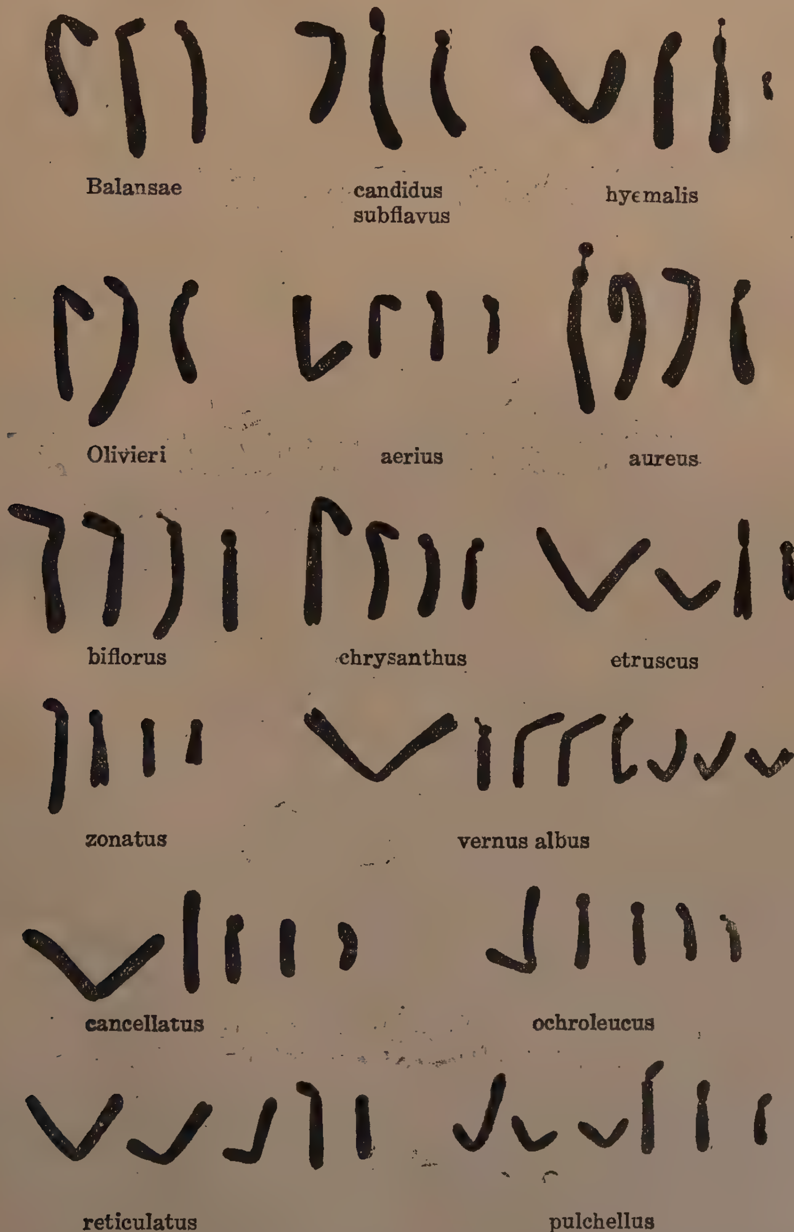


Fig. 88. Haploid sets of each of fifteen *Crocus* with low chromosome number.

will be assumed to be $2n=2V+2J+2J'^{s}+2f$.

4. *C. Olivieri* (2n=6). The somatic complement was very similar to that of *C. Balansae*, the chromosome formula being $2n=2J+2J'+2i$.

5. *C. aerius* (2n=8). The karyotype consists of one pair of V-shaped, the other of smaller J-shaped, and two pairs of i-shaped chromosomes, although they differ in size. The chromosome formula may be given as $2n=2V+2J''+2i''+2i'''$.

6. *C. aureus* (2n=8). As will be seen from the figure, the karyotype was composed of pairs of J, J′, i-shaped chromosomes, and one pair of long i-shaped chromosomes with a distinct satellite. The chromosome formula may be written $2n=2i^{s}+2J+2J'+2i$.

7. *C. biflorus* (2n=8). The somatic complement consists of one pair of J-shaped, another of somewhat smaller J-shaped, still another of i-shaped chromosomes with a satellite and slightly smaller i-shaped chromosomes. The chromosome formula may be assumed to be $2n=2J+2J'+2i^{s}+2i$.

8. *C. chrysanthus* (2n=8). The karyotype was very similar to that of the former species, although the length of each of the i-shaped chromosomes was somewhat smaller than those of the former. The chromosome formula may be given as $2n=2J+2J'+2i'+2i''$.

9. *C. etruscus* (2n=8). As will be seen from the figure, the chromosome formula may be assumed to be $2n=2V+2v+2J''+2i'''$.

10. *C. zonatus* (2n=8). The width of the chromosomes of this herb was slender than those of the chromosomes of the other species, the chromosome formula being $2n=2i+2i''+2i'''+2i''''$.

11. *C. vernus albus* (2n=8). As reported already (Karasawa 1940), the meiosis of the herb was very irregular, the meiotic chromosomes behaving as univalents in most cases. Moreover, one pair of the somatic chromosomes was unequal in size,—one chromosome of this pair being large and V-shaped. However, so far as our present knowledge goes, we cannot say whether it is a haploid herb or a normal diploid. So that we have illustrated all the chromosomes of the somatic complement, the chromosome formula, though somewhat arbitrary, being $2n=V+i^{s''}+2v+J''+2J'''+v'$. The width of the chromosomes seemed somewhat slender than those of chromosomes of other *Crocus*.

12. *C. cancellatus* (2n=10). The chromosome complement consists of two pairs of V-shaped, and three pairs of rod-shaped chromosomes, although they differ in size and shape. The width of the chromosomes was somewhat larger than those of chromosomes of other *Crocus*, the chromosome formula being assumed to be $2n=2V+2I+2i''+2I'+2v'$.

13. *C. ochroleucus* (2n=10). From the figure, we shall write the chromosome formula as $2n=2J+2i''+2i'''+2i''''+2i^{s'''''}$.

14. *C. reticulatus* (2n=10). The karyotype will be seen from the

TABLE 3

Species and somatic chromosome number	Chromosome formula	Length of chromosomes (cm) I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Division and section
C. Balansae (2n=6)	$2J+2J'+2i$	18 (5+13)	20 (4+16)	16 (1.5+14.5)						D. II, S. 2.
C. candidus subflavus (2n=6)	$2J+2J'+2i$	17 (5+12)	19.5 (3.5+16)	15 (2+13)						D. II, S. 2.
C. hyemalis (2n=6+2f)	$2V+2J+2J'^{s}+2f$	22 (12+10)	16 (4+12)	15.5 (3.5+12)	4 (2+2)					D. II, S. 2.
C. Olivieri (2n=6)	$2J+2J'+2i$	19.5 (5.5+14)	22.5 (4+18.5)	14 (2+12)						D. II, S. 2.
C. aerius (2n=8)	$2V+2J''+2i''+2i'''$	17 (10.5+6.5)	10.5 (3+7.5)	9.5 (2+7.5)	8 (2.5+5.5)					D. II, S. 3.
C. aureus (2n=8)	$2i^{s}+2J+2J'+2i$	19.5 (2.5+17)	23 (6+17)	18.5 (4+14.5)	13.5 (2.5+11)					D. II, S. 2.
C. biflorus (2n=8)	$2J+2J'+2i^{s}+2i$	21.5 (6.5+15)	17 (5+12)	16 (1.5+14.5)	13.5 (2+11.5)					D. II, S. 3.
C. chrysanthus (2n=8)	$2J+2J'+2i'+2i''$	22 (6+16)	15.5 (3.5+12)	10.5 (1.5+9)	9.5 (1.5+8)					D. II, S. 3.
C. etruscus (2n=8)	$2V+2v+2J''+2i'''$	24 (12+12)	11.5 (5+6.5)	13 (4+9)	7.5 (1.5+6)					D. I, S. 2.
C. zonatus (2n=8)	$2i+2i''+2i'''+2i''''$	15.5 (1.5+14)	9.5 (2+7.5)	7.5 (1.5+6)	6 (1.5+4.5)					D. I, S. 1.
C. vernus albus (2n=8)	$V+i''^{s}+2v+J''+2J'''+v'$	25 (12+13)	8.5 (1.5+7)	12 (6+6)	12 (6+6)	11 (3+8)	10 (3+7)	10 (3+7)	8 (4+4)	D. I, S. 2.
C. cancellatus (2n=10)	$2V+2I+2i''+2I'+2v'$	24 (12+12)	13	9 (2.5+6.5)	8	6 (3+3)				D. II, S. 1.
C. ochroleucus (2n=10)	$2J+2i''+2i'''+2i''''+2i'''''^{s}$	17.5 (6.5+11)	10 (1.5+8.5)	8 (1.5+6.5)	7.5 (1.5+6)	5				D. I, S. 1.
C. reticulatus (2n=10)	$2V+2J+2J''+2J'''+2i'''$	19.5 (9.5+10)	14.5 (5+9.5)	12 (4+8)	12.5 (3.5+9)	8				D. II, S. 1.
C. pulchellus (2n=12)	$2J''+2v+2v'+2J''+2i''+2i'''$	14 (3.5+10.5)	9 (4+5)	8.5 (4+4.5)	12.5 (2.5+10)	9.5 (2+7.5)	7 (2+5)			D. II, S. 3.

chromosome formula of $2n=2V+2J+2J''+2J'''+2i.'''$

15. *C. pulchellus* (2n=12). The somatic complement consists of two pairs of J-shaped, two pairs of V-shaped, and two pairs of i-shaped chromosomes. The chromosome formula may be assumed to be $2n=2J''+2v+2v'+2J''+2i''+2i.'''$ Table 3 shows the chromosome formulae of 15 *Crocus*, lengths of their chromosomes (cm), and the sections to which they belong.

From the foregoing data, we find the following relations holding between the karyotypes and the taxonomy of *Crocus*.

1. *C. Balansae*, *C. candidus subflavus* and *C. Olivieri*, these three species have very similar karyotypes. As a matter of fact, they very closely resemble one another in their external characters, differing only slightly in certain respects. Moreover, they belong to the same section, "Fibro-membranacei", or the so-called "aureus group".

2. *C. biflorus* and *C. chrysanthus*, the two species have similar karyotypes, although the i-shaped chromosome of *C. biflorus* had a satellite on its head. These species, which resemble each other in their corm tunic, belong to the same section "Annulati".

3. *C. aureus* (2n=8) has an orange-yellow flower which resembles those of *C. Balansae*, *C. candidus subflavus* and *C. Olivieri*. These four species belong to the same section "Fibro-membranacei", or "aureus group". Judging from the karyotypes, the six chromosomal species, namely *C. Balansae*, *C. candidus subflavus* and *C. Olivieri*, are supposed to have been derived from the 8-chromosome species, *C. aureus*, by the elimination of one pair of a large i-shaped chromosome with a distinct satellite $\left(\text{cf. } 2n = \dfrac{2J+2J'+2i+2i^s}{(\text{Balansae})}\right)$.

Chromosome number, taxonomy, and geographical distribution of the genus Crocus

According to Maw's monograph of the genus *Crocus* (1886) which has remained an admirable and monumental work on *Crocus*, and Bowles's valuable book on *Crocus* and *Colchicum* (1924), the taxonomy and geographical distribution of the genus *Crocus* are as follow. The numbers in brackets show the somatic chromosome number of each species.

Division I—Involucrati

Species with a basal spathe springing at the base of the scape from the summit of the corm.

Section I—Fibro-membranacei,

with a corm tunic of membraneous tissue, or of membraneous tissue interspersed with nearly parallel fibres.

	District					
	A	B	C	D	F	F
Autumn flowering:						
iridiflorus (26)	.	.	*	—	—	—
zonatus (8)	.	.	.	*	?	—
karduchorum (20)	.	.	.	*	—	—
nudiflorus (ca46)	*	—	—	—	—	—
asturicus (22)	*	—	—	—	—	—
Salzmannii (24)	(*)	—	—	—	—	—
ochroleucus (10)	.	.	.	.	*	—
Imperati (26)	.	*	—	—	—	—
versicolor (26)	.	*	—	—	—	—
minimus (24)	.	*	—	—	—	—

Section 2—Reticulati,

with a corm tunic of distinctly reticulated fibres.

	A	B	C	D	F	F
Spring flowering:						
corsicus (22)	.	*	—	—	—	—
etruscus (8)	.	*	—	—	—	—
banaticus (9)	.	.	*	—	—	—
Tomasinianus (16)	.	.	*	—	—	—
vernus (16)	*	*	*	—	—	—
Heufellianus (14)	—	—	*	—	—	—
Malyi (26)	—	—	?	—	—	—
Autumn flowering:						
medius (22)	.	*	—	—	—	—
longiflorus (28)	.	*	?	—	—	—
sativus and (16) sub-species	.	*	*	*	—	—
hadriaticus (16)	.	.	*	—	—	—

Division II—Nudiflori

Species without a basal spathe.

Section 1—Reticulati,

with a corm tunic of distinctly reticulated fibres.

	A	B	C	D	F	F
Autumn flowering:						
cancellatus (10)	.	.	*	*	*	—
Spring flowering:						
Sieberi (22)	.	.	*	?	—	—

	District A	B	C	D	E	F
dalmaticus (22)	.	.	*	—	—	—
reticulatus (10)	.	.	*	*	—	—
susianus (15)	.	.	.	*	—	—
stellaris (10)	.	.	.	?	—	—

Section 2—Fibro-membranacei,

	A	B	C	D	E	F
Spring flowering lilac, or white:						
hyemalis (6+2f)	—	.	.	.	*	—
Autumn flowering lilac, or white:						
Tournefortii (30)	.	.	*	—	—	—
Boryi (24)	.	.	*	—	—	—
laevigatus (26)	.	.	*	—	—	—
Spring flowering, orange:						
So-called "aureus group"						
graveolens (6)	—	—	—	?	*	—
Balansae (6)	.	.	.	*	—	—
Olivieri (6)	.	.	*	?	—	—
candidus (6)	.	.	.	*	—	—
aureus (8)	.	.	*	*	—	—
Korolkowii (20)	.	.	.	.	.	*

Section 3—Annulati,

basal tunic of corm separating into annuli.

	A	B	C	D	E	F
Spring flowering:						
aerius (8)	.	.	?	*	—	—
biflorus (8)	.	*	*	*	—	—
chrysanthus (8)	.	.	*	*	—	—
Danfordae (8)	.	.	.	*	—	—
Pestallozzae (28)	—	—	?	*	—	—
Autumn flowering:						
speciosus (18)	.	.	*	?	—	—
pulchellus (12)	.	.	*	*	—	—

Section 4—Intertexti,

with a corm tunic of stranded or platted fibres.

	A	B	C	D	E	F
Spring flowering:						
Fleischeri (20)	.	.	.	*	—	—

1. iridiflorus
2. vallicola
3. Scharojani
4. zonatus
5. karduchorum
6. nudiflorus
6a. granatensis
7. asturicus
8. serotinus
9. Salzmanni
10. Clusii
11. ochroleucus
12. lazicus
13. Cambessedesii
14. Imperati
15. suaveolens
16. versicolor
18. Malyi
19. minimus
20. Boissieri
21. corsicus
22. etruscus
23. montenegrinus
24. banaticus
25. Tommasinianus
26. vernus
27. medius
28. longiflorus
29. sativus
30. hadriaticus
31. cancellatus
32. veluchensis
33. Sieberi
34. dalmaticus
35. reticulatus
36. susianus
37. stellaris
38. ancyrensis
39. gargaricus
40. Gaillardotii
41. carpetanus
42. nevadensis
43. hyemalis
44. hermoneus
45. alatavicus
46. caspius
47. Tournefortii
47b. Boryi
48. veneris
49. laevigatus
50. vitellinus
51. Balansae
52. Suterianus
53. Olivieri
54. candidus
55. aureus
56. Korolkowi
56a. Biliottii
57. cyprius
58. aerius
59. biflorus
60. Crewei
61. Tauri
62. chrysanthus
63. Danfordiae
64. speciosus
65. pulchellus
66. Fleischeri
67. parviflorus

Fig. 89. Geographical distribution of the genus *Crocus* (cited from Maw, 1886).

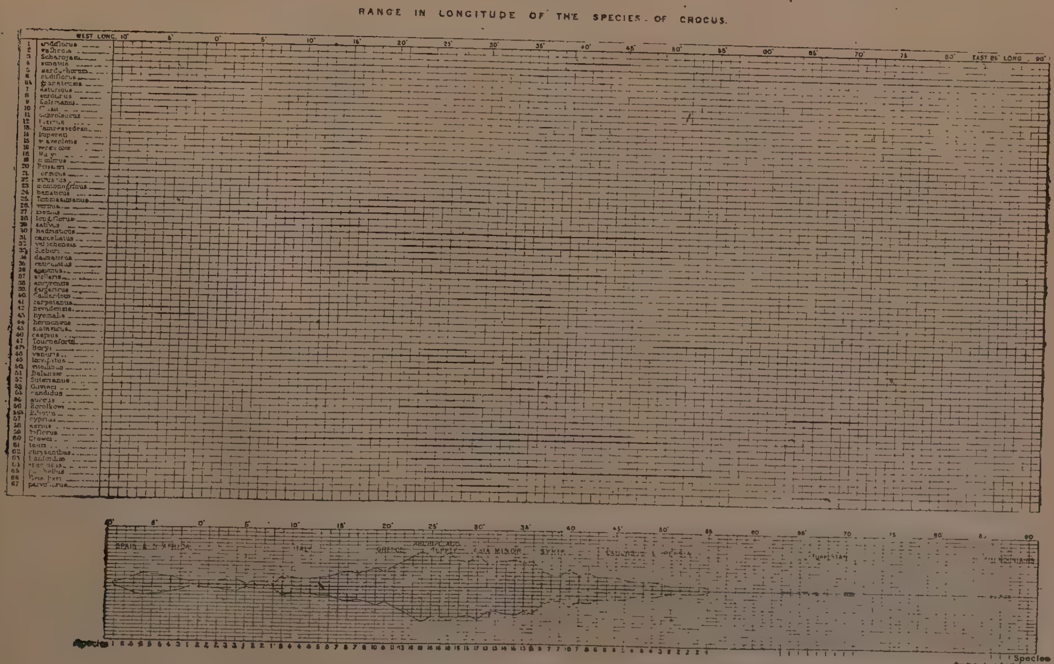


Fig. 90. Range in longitude of the species of *Crocus* (cited from Maw, 1886).

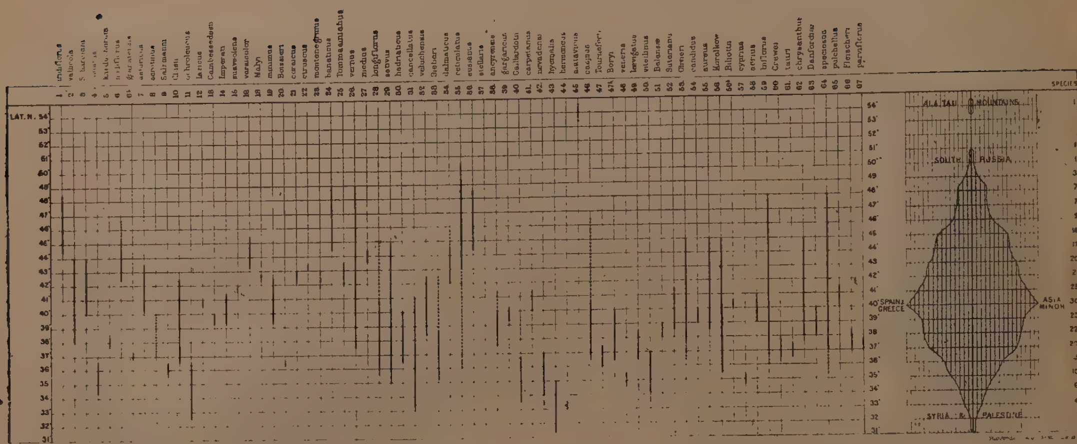


Fig. 91. Range in latitude of the species of *Crocus* (cited from Maw, 1886).

As will be seen from the foregoing list, there is, on the whole, no marked relation between the chromosome number and the taxonomy, all through the genus *Crocus*. In some sections, however, certain connections hold between the chromosome number and the taxonomy. For example, the section "Fibro-membranacei" includes four 6-chromosome species with yellow flower (*C. Balansae*, *C. candidus subflavus*, *C. graveolens* and *C. Olivieri*), the section "Annulati" having four 8-chromosome species (*C. aerius*, *C. biflorus*, *C. chrysanthus* and *C. Danfordae*).

As to geographical distribution, the genus *Crocus* are distributed over the Mediterranean littoral, the distribution center being found in Asia Minor and Archpelago Turkey, as will be seen from Figs. 89–91. Generally speaking, no remarkable relation between the chromosome number and geographical distribution could be found throughout the genus *Crocus*. However, there is only one exception, i.e., four 8-chromosome species, *C. aerius*, *C. biflorus*, *C. chrysanthus*, and *C. Danfordae*, all belonging to section "Annulati", are distributed over the same district "D".

Discussion

As frequently described, the genus *Crocus* shows a unique chromosome series which is ranging from 3 to 15 in haploid number, among all the Embryophta. Regarding this series, Propach (1939) wrote "Der interessanteste Fall von Polyploidie bei Pflanzen überhaupt dürfte jedoch in der Gattung *Crocus* gegeben sein, von deren vielen Arten bisher ja erst verhältnismässig sehr wenige gärtnerisches Interesse gefunden

haben.—Aus anderen, ähnlichen Beispielen liess sich nun schon schliessen, dass solche Gliederung eng mit Polyploidie verknüpfte sein könnte. Tatsächlich liess sich bei den bisher untersuchten, etwa 40 Arten mit zum Teil mehreren Varietäten und Kurturformen ein einzigartiger Fall von umfangreicher Polyploidie aufdecken." The term "Polyploidie", however, does not seem to suit this unique chromosome series. Another outstanding fact about this series is that there are as many as five species with six somatic chromosomes, whereas in other genera, such as *Crepis, Callitriche,* there are only one or two species with such remarkably low chromosome number. In fact, the genus *Crocus* is a unique instance of such low number in Monocotyledoneae. Table 4 shows higher plants with haploid number as low as 3 that have been hitherto investigated by several workers.

TABLE 4

Species	n (Investigator)	2n (Investigator)	Family	Class
Arabidopsis Thaliana		6 (Titova 1935)	Cruciferae	Dicotyledoneae
Callitriche autumnalis		6 (Jørgensen 1923)	Callitrichaceae	,,
Crepis capillaris	3 (Rosenberg 1906)	6 (Rosenberg 1906)	Compositae	,,
Crepis fuliginosa		6 (Babcock and Cameron 1934)	,,	,,
Zacyntha verrucosa		6 (Navashin 1930)	,,	,,
Crocus Balansae	3 (Karasawa 1939)	6 (Mather 1932)	Iridaceae	Monocotyledoneae
Crocus candidus subflavus	3 (Karasawa 1939)	6 (Karasawa 1939)	,,	,,
Crocus graveolens		6 (Mather 1932)	,,	,,
Crocus hyemalis		6 (Propach 1939)	,,	,,
Crocus Olivieri	3 (Karasawa 1937)	6 (Mather 1932)	,,	,,

By what process did this unique series come about? We have yet no satisfactory hypothesis to explain it. Mather (1932) attributed the chromosome variation to (i) hybridization and polyploidy, (ii) fragmentation and possibly fusion, and (iii) genotype change controlling the bulk and width of the chromosomes. Propach (1939) suggested that "Abbau" (elimination) is one of the principal means of the evolution of *Crocus*.

As a clue to solve this unique series, I studied the leaf structures of a number of *Crocus* species, the results of which, though negative, have already been reported (Karasawa 1942 a). From observations of the meiosis of many *Crocus* species, my explanations of chromosome variation

are (i) non-disjunction, (ii) elimination of certain chromosomes at meiosis, (iii) polyploidy, and (iv) fragmentation of certain somatic chromosomes. Although these do not explain all the chromosome variations found in the entire genus *Crocus*, they explain, at least, the variation within one species, such as *C. vernus*. I shall now deal with each of these reasons.

Non-disjunction: As observed in a number of *Crocus* species, such as *C. chrysanthus*, *C. ochroelucus*, *C. speciosus Aitchisoni*, and *C. Sieberi*, non-disjunction frequently occurred at meiosis, the chromosomes being distributed 3:5, 4:6, 5:7, and 10:12 in each species. As the result of abnormal division, we should expect some new variants with different chromosome numbers, *C. biflorus Barrii* (2n=7) and *C. sativus Elwesii* (2n=15) being probable examples.

Elimination: As already reported in connection with *C. hyemalis* (Karasawa 1940), the chromosome fragments were eliminated at meiosis, resulting in a new form (2n=6). Generally speaking, the species with low chromosome number might have been derived from the species with high chromosome number through elimination of certain chromosomes at meiosis. This view was supported by Propach (1939) after finding a 6-chromosome *C. hyemalis*. He also supposed that *C. zonatus* might have been derived from *C. karduchorum* as a result of elimination of chromosome fragments. In this case, he used the term "Abbau" instead of "elimination". Babcock and Cameron (1934) also supported this view for the evolution of some *Crepis* species. They considered that the 8-chromosome species, such as *Crepis bureniana*, might have been derived from the 10-chromosome species as a result of elimination of certain chromosomes at meiosis, as also the 6-chromosome species *C. capillaris* and *C. fuliginosa* derived from 8-chromosome ancestors.

Autopolyploidy: There were some polyploidy in several species. Table 5 shows the polyploid series found in several species; aneuploid forms are omitted.

TABLE 5

Species and basic chromosome number	Polyploid series				Investigator
	2n	3n	4n	5n	
Crocus aureus (n=4)	8	—	16	—	Karasawa unpublished Propach 1939
Crocus sativus (n=8)	16	24	—	40	(Karasawa 1933, 1940)
Crocus vernus (n=8)	16	24	32	—	(Karasawa 1932)
Crocus vernus (n=10)	20	30	—	—	(Karasawa 1935)
Crocus versicolor picturatus (n=13)	26	39	—	—	(Karasawa 1937)

As will be seen from table 5, there is a polyploid series of basic number 8 in *C. sativus* (Saffron), although its tetraploid form has not yet been found. The common Saffron is an autotriploid herb accompanying sterile nature, so that the herb is usually propagated vegetatively by means of the corm. Its style, which yields the drug Saffron, exceeds in size that of any other form. The variety *Elwesii*, which has more slender organs than those of the common Saffron, is believed to be a simple hypo-diploid (2n−1=15), derived from the normal diploid (2n=16) through loss of one chromosome.

C. vernus has two polyploid series, the basic number of the first series being 8 and that of the second 10, which last number might have been derived from the 8 basic chromosomes by fragmentation of certain somatic chromosomes. Aneuploid forms, such as 29, 28, 27, 25, 23, 21-chromosome forms, must be secondary derivations from euploid forms as the result of elimination of certain chromosomes at meiosis. As to the basic number 8, Propach (1939) regarded 4 as the basic number, from the fact that the somatic chromosomes of the variety "*albus*" is 8. According to my observations, however, 8 gemini were usually observed in all diploid forms, the meiotic chromosomes of the variety "*albus*" behaving rather like that of a haploid plant, whence 8 is undoubtedly the basic number of the first polyploid series. With increase in the number of somatic chromosomes the size of the plant organ, such as leaf, flower, has become larger, as already reported (Karasawa 1932, 1942a). The flowering time of the triploid as well as of the tetraploid forms seemed to be later than those of the diploid.

Fragmentation: From the fact that, with increase in the number of chromosomes, the size of the chromosomes has become smaller, as pointed out by Mather (1932), fragmentation might have occurred in the evolutionary career of *Crocus*. The origin of *C. cancellatus albus* (2n=16) probably can be explained in this way. For example, *C. cancellatus* has 10 somatic chromosomes, whereas the variety "*albus*" has 16 somatic chromosomes. Comparing their chromosome morphology, and from the fact that the total length of chromosomes of both herb was almost the same, the variety "*albus*" might have been derived from the species *cancellatus* through fragmentation of chromosomes.

Other facts observed in *Crocus* cytology were as follows: Myxoploid: Tetraploid cells were frequently observed in *C. biflorus*, *C. speciosus*, and *C. Sieberi*, although the first species was observed by Mather (1932). Pathak (1940) also observed tetraploid cimera in *C. sativus Elwesii*. Such cases have been found in other genera, such as *Crepis*, *Cannabis*, and *Spinacia*. The occurrence of a large number of tetraploid cells might give rise to tetraploid form, especially when the plant propagates vegetatively. Odd somatic chromosome number: Some

Crocus, such as *C. biflorus Barrii*, *C. banaticus*, and *C. sativus Elwesii*, have odd somatic chromosome numbers. According to Mather (1932), these *Crocus* are obviously hybrids. According to my observations, however, these herbs are merely hypo-diploids (2n–1), derived from normal diploids by the loss of one chromosome.

Chromosome variation within single species: The plants that are included within one species should usually have the same chromosome number. In some *Crocus* species, however, some variants with different chromosome numbers were found within one species, for example, *C. biflorus* (2n=8, 10, 15, 20), *C. chrysanthus* (2n=8, 10), and *C. speciosus* (2n=12, 14, 16, 18). These chromosome variations probably occurred by elimination, fragmentation, non-disjunction, and polyploidy.

Asynapsis: Asynaptic nature was found in each of *C. stellaris* and its variety *pallidus*, the meiotic chromosomes appearing as univalents in diakinesis as well as in metaphase. As to the origin of this herb, Maw (1886) hinted that it looks like a hybrid between *C. susianus* and some form of *C. aureus*, but there is no authentic record of this; so that it is not certain whether the asynaptic character is traceable to cause genic, haploidic, or hybridic. Similar cases of aynapsis were found in *Zea* (Beadle 1932), *Crepis* (Richardson 1935), and *Allium* (Levan 1938), the first case being due to the asynaptic gene.

Summary

1. Karyological observations of a number of common *Crocus* and rare *Crocus* were made. The chromosome morphology of fifteen *Crocus* with low chromosome number were examined in connection with their taxonomy. The relation between the chromosome number and taxonomy, and that of the chromosome number and geographical distribution were traced. Some discussions on the evolution of the genus *Crocus* were made.

2. The somatic chromosome numbers of 18 garden varieties of *C. vernus*, most of them newly obtained from Holland, were detected. There exist two polyploid series, the first series consisting of 16, 24, 32-chromosome forms and the second, 20, 30-chromosome forms. Aneuploid forms, such as 21, 23, 25, 27, 28, 29-chromosome forms were found. The somatic chromosome variation of *C. vernus* was shown in a graph.

3. The behaviors of meiotic chromosomes of *"King of the White"*, *"Maximilian"*, *"Zaxass"*, and *"Pallas"*, all of which belong to the second polyploid series, were observed. Even in the diploid form, *"King of the White"*, the behavior of the meiotic chromosomes was more or less abnormal, some of the P.M.C. giving rise to polyspory. *"Pallas"* was an

autotriploid herb, the meiotic chromosomes behaving very irregularly. The mature pollen grains were markedly deformed.

4. A strain of *"Large Yellow"* which probably belongs to *C. maesiacus* proved to have 14 somatic chromosomes. The behavior of the meiotic chromosomes was very abnormal, usually forming 7 chromosomal elements. Since some of the meiotic chromosomes are believed to be trivalents, the herb is regarded as a triploid of highly sterile nature.

5. A re-examination of the meiotic chromosomes of the common Saffron was made. Eight trivalents were usually observed, coinciding with the presence of three Sat-chromosomes studied by Pathak. The behavior of 8 trivalent chromosomes, as observed in other triploid plants, was very irregular.

6. The somatic chromosome number of 33 rare *Crocus*, including species and garden varieties that were newly obtained from Barr as well as from Tubergen, were counted. Out of these, 19 *Crocus* were newly studied. Some of the results agreed with those of previous workers. The meiotic chromosomes of several *Crocus*, such as *C. cancellatus, C. chrysanthus "Canary Bird", C. reticulatus,* etc. were observed.

7. Odd somatic chromosome numbers were found in *C. biflorus Barrii* (2n=7), *C. banaticus* (2n=9), *C. biflorus Weldeni* (2n=15) and *C. Kittiwake* (2n=15). The former two *Crocus* were considered to be hypo-diploids (2n−1), derived from normal diploids by the loss of one chromosome, the latter two probably being certain polyploid forms.

8. Observations of the chromosome morphology of fifteen *Crocus*, having low chromosome numbers, were made in connection with their taxonomy. In some species, such as *C. Balansae, C. candidus subflavus, C. Olivieri,* and *C. aureus*; *C. biflorus* and *C. chrysanthus*, close relations hold between the karyotypes and the taxonomy.

9. On the whole, no marked relation could be noticed between the chromosome numbers and the taxonomy. In some sections, such as section "Fibro-membranacei", "Annulati", however, close connections between the chromosome numbers and the taxonomy were observed.

10. Although, throughout the genus *Crocus*, no remarkable relation between the chromosome numbers and geographical distribution could be found, four 8-chromosome species, *C. aerius, C. biflorus, C. chrysanthus,* and *C. Danfordae*, all belonging to the same section "Annulati", are distributed in the same district "D".

11. As to the origin of the unique chromosome series found in the genus *Crocus*, some explanations, for example, elimination, fragmentation, non-disjunction, and polyploidy, are made on the basis of karyological observations of a number of *Crocus*.

12. Several polyploid series were found in certain species. Two

series were found in *C. vernus*, the remaining species, *C. aureus*, *C. sativus* and *C. versicolor picturatus*, having each one series.

13. The basic number of the first polyploid series in *C. vernus* was 8 and that of the second 10, which last number might have been derived from 8 by fragmentation of the somatic chromosomes. With increase in the number of somatic chromosomes the size of the organs of *C. vernus*, such as leaf, flower has become larger. The flowering time of the triploid as well as of the tetraploid forms seemed to be later than those of the diploid.

14. The genus *Crocus* comprises as many as five species with 3 as haploid number, the lowest number in all Embryophyta. These five species were listed in one table, together with other examples from higher plants.

15. Myxoploidy—tetraploid cells were frequently observed in *C. speciosus* and *C. Sieberi*.

16. Chromosome variation (not polyploidy) occurred within single species, such cases being found in *C. biflorus* (2n=8, 10, 15, 20), *C. chrysanthus* (2n=8, 10), and *C. speciosus* (2n=12, 14, 16, 18). These variations probably occurred as the result of elimination, fragmentation, non-disjunction, and polyploidy.

17. *C. stellaris* and its variety *pallidus*, of asynaptic nature are discussed together with other cases of asynaptic plants.

Literature cited

BABCOCK, E. B. and CAMERON, D. R. (1934). Chromosomes and phylogeny in *Crepis*. II. The relationships of one hundred eight species. Univ. of Cali. Publ. in Agricul. Sci., **6**: 287–324.

BEADLE, G. W. (1932). A gene in *Zea Mays* for failure of cytokinesis during meiosis. Cytologia, **3**: 142–155.

BOWLES, E. A. (1924). A handbook of *Crocus* and *Colchicum* for gardeners. Hopkinson, London. Pp. 1+185.

BRITTINGHAM, W. H. (1934). Cytological studies on some genera of the Iridaceae. Amer. Jour. of Bot., **21**:77–82.

DARLINGTON C. D. (1937). Recent advances in cytology. Second edition. J. & A. Churchill, London. Pp. 15+671.

GATES, R. R. and PATHAK, G. N. (1938). Chromosome structure. Nature, **142**: 156.

HEITZ, E. (1926). Der Nachweis der Chromosomen. Zeit. f. Bot., **18**: 625–681.

JØRGENSEN, C. A. (1923). Studies in the Callitrichaceae. Dansk Bot. Tids., **48**: 81–126.

KARASAWA, K. (1932). Karyological studies of some flowering *Crocus*. Bot. Mag., Tokyo. **46**: 800–802.

————(1933). On the triploidy of *Crocus sativus*, L. and its high sterility. Jap. Jour. of Genetics, **9**: 6–8.

————(1935). Cytological studies on the cultivated *Crocus*. Ibid, **11**: 162–168.

————(1937). Karyological studies in *Crocus* I. Jap. Jour. of Bot., **9**: 1–15.

————(1939). On the chromosomes of *Crocus Balansae* and *Crocus candidus subflavus*. Genetica, **21**: 88–91.

————(1940). Karyological studies in *Crocus* II. Jap. Jour. of Bot., **11**: 129–140.

————(1942a). On the leaf structures of *Crocus* observed in transverse sections and their chromosome numbers. (in Japanese with English résumé). Bot. Mag., **56**: 19–25.

————(1942b). List of the chromosome numbers in the genus *Crocus*. Proc. Imp. Acad. Tokyo, **18**: 117–122.

LEVAN, A. (1938). A triploid asynaptic *Allium amplectens* from California. Nature, **142**: 118.

MATHER, K. (1932). Chromosome variation in *Crocus* I. Jour. of Genetics, **26**: 129–142.

MAW, G. (1886). A monograph of the genus *Crocus*. Pp. 8+346+10. Dulau, London.

NAVASHIN, M. (1925). Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. Ztschr. f. Zellf. u. mik. Anat. **2**: 98–111.

————(1930). *Zacyntha verrucosa* Gärtner: another plant with six somatic chromosomes. Nature, **126**: 604.

PATHAK, G. N. (1940). Studies in the cytology of *Crocus*. Ann. of Bot., N. S. **4**: 227–256.

PROPACH, H. (1939). Cytogenetik bei Zierpflanzen (Sammelreferat). Züchter, **11**: 174–184.

RICHARDSON, M. M. (1935). Meiosis in *Crepis*. II. Failure of pairing in *Crepis capillaris*, (L.) Waller. Jour. of Genetics, **31**: 119–143.

ROSENBERG, O. (1906). Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk Bot. Tids., **3**: 64–77.

TITOVA, N. N. (1935). Research of *Drosophila* in plant kingdom (in Russian). Sovietskaia Botanika, **2**: 61–67.

ABSTRACTS

EXPLANATION OF ABBREVIATIONS OF THE JOURNALS' NAMES REFERRED IN THE ABSTRACTS IN VOL. XII

Abbreviations	*Names of Journals*
Act. Phytochim.	Acta Phytochimica
Act. Phytotax. et Geobot.	Acta Phytotaxonomica et Geobotanica (植物分類地理)
Agrom. St.	Agronomic Studies (農學研究)
Ann. Phytopath. Soc. Japan	Annals of the Phytopathological Society of Japan (日本植物病理學會報)
Biol. Arb. Dainippon Bierb.	Biologische Arbeiten aus dem Laboratorium von Dainippon Bierbrauerei (大日本麥酒會社研究所生物學業績)
Bot. Mag. Tôkyô	Botanical Magazine, Tôkyô (植物學雜誌)
Bot. Zool.	Botany and Zoology (植物動物)
Bull. Imp. Agric. Exp. Sta.	Bulletin of Imperial Agricultural Experiment Station (農林省農事試驗場報告)
Bull. Imp. Ser. Exp. Sta.	Bulletin of the Imperial Sericultural Experiment Station, Tôkyô (蠶絲試驗場報告)
Bult. Sc. Fakult. Terk. Kyûsyû Imp. Univ.	Bulteno Scienca, Fakultato Terkultura, Kyûsyû Imperia Universitato (九州帝國大學農學部學藝雜誌)
Cyt.	Cytologia
Ecol. Rev.	Ecological Review (生態學雜誌)
Jap. Jour. Bot.	Japanese Journal of Botany (日本植物學輯報)
Jap. Jour. Gen.	Japanese Journal of Genetics (遺傳學雜誌)
Jour. Dpt. Agric. Kyûsyû Imp. Univ.	Journal of the Department of Agriculture, Kyûsyû Imperial University (九州帝國大學農學部紀要)
Jour. Fac. Agric., Hokkaido Imp. Univ.	Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University (北海道帝國大學農學部紀要)
Jour. Jap. Bot.	Journal of Japanese Botany (植物研究雜誌)

Jour. Sc., Hirosima Univ.	Journal of Sciences, Hirosima University
Proc. Crop Sc. Soc. Japan	Proceedings of the Crop Science Society Japan (日本育種學會報)
Proc. Imp. Acad.	Proceedings of the Imperial Academy (帝國學士院紀事)
Rpt., Sapporo Soc. Agric. Forest.	Report of the Sapporo Society of Agriculture and Forestry (札幌農林學會報告)
Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ.	Science Reports, Tôhoku Imperial University (東北帝國大學理科報告)
Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa	Transactions of the Natural History Society of Formosa (臺灣博物學會報)
Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.	Transactions of the Sapporo Natural History Society (札幌博物學會報)
Zeit. Inst. Gen., Landw. Ab., Kaiserl. Univ., Kyôtô	Zeitung aus dem Institut der Genetik, lanndwirtschatliche Abteilung, Kaiserliche Universität, Kyôtô (京都帝國大學農學部遺傳學研究室時報)

ABSTRACTS

EXPLANATION OF ABBREVIATIONS OF THE JOURNAL' NAMES REFERRED IN THE ABSTRACTS IN THIS NO.

Abbreviations	*Names of Journals*
Act. Phytotax. et Geobot.	Acta Phytotaxonomica et Geobotanica (植物分類地理)
Ann. Phytopath. Soc. Japan	Annals of the Phytopathological Society of Japan (日本植物病理學會報)
Bot. Mag. Tôkyô	Botanical Magazine, Tôkyô (植物學雜誌)
Bull. Imp. Seric. Exp. Sta. Tôkyô	Bulletin of the Imperial Sericultural Experiment Station, Tôkyô (蠶絲試驗場報告)
Cyt.	Cytologia
Ecol. Rev.	Ecological Review (生態學雜誌)
Hort. Trop.	Horticulture Tropicale (熱帶園藝)
Jap. Jour. Bot.	Japanese Journal of Botany (日本植物學輯報)
Jap. Jour. Gen.	Japanese Journal of Genetics (遺傳學雜誌)
Jour. Hort. Assoc.	Journal of the Horticultural Association (園藝學會報告)
Jour. Fac. Agric., Hokkaido Imp. Univ.	Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University (北海道帝國大學農學部紀要)
Jour. Jap. Bot.	Journal of Japanese Botany (植物研究雜誌)
Jour. Soc. Trop. Agric.	Journal of the Society of Tropical Agriculture (熱帶農學會雜誌)
Proc. Crop Science Soc. Japan	Proceedings of the Crop Science Society of Japan (日本作物學會紀事)
Proc. Imp. Acad.	Proceedings of the Imperial Academy (帝國學士院紀事)
Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser.	Science Reports, Tôhoku Imperial University, 4th Series (東北帝國大學理科報告) (生物學)
Sc. S. S. Islds	Science of South Sea Islands (科學南洋)
St. Citrol.	Studia Citrologia (柑橘研究)
Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa	Transactions of the Natural History Society of Formosa (臺灣博物學會報)
Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.	Transactions of the Sapporo Natural History Society (札幌博物學會報)
Trans. Tottori Soc. Agric. Sc.	Transactions of the Tottori Society of Agricultural Science (鳥取農學會報)

Abstracts Nos. 1-117

(Referring to the principal papers in Botany and allied subjects which have appeared in Japan mostly during July—December 1941)

1. **Untersuchungen über die Befruchtung von *Coccophora Langsdorfii* und *Sargassum*.** Kôgorô ABE. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser., **16**, 1941, 441-444, 4 Taf.).

Im vorliegenden Aufsatz sind die Resultate der Lebendbeobachtung bei der Befruchtung von *Coccophora Langsdorfii* und *Sargassum tortile* enthalten.

Nach der künstlichen Besamung von *Coccophora Langsdorfii* tritt das Spermatozoid in das Oogonium ein und verschmilzt mit der Eizelle mit seiner dem Augenfleck umgekehrten Seite. Bald tritt eine papillenartige Vorwölbung auf—sog. Empfängnishügel—an der Stelle, wo das Spermatozoid in die Eizelle eingetreten ist. Nachher spitzt sich die Eizelle allmählich in der Richtung des Hügels zu und nach ungefähr zwei Stunden wird sie quer zu zwei Zellen geteilt. Der Rhizoid wird dann ausgebildet, und zwar an der Stelle, wo früher der Empfängnishügel vorhanden gewesen ist.

Das gleiche Verhältnis beobachtet man auch bei *Sargassum tortile*.

2. **On the systematic anatomy of the leaves of some Japanese *Carices* XXV, XXVI, XXVII.** (With Jap. résumé). Shigeo AKIYAMA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 314-318, 3 text-fig.-groups ; 370-375, 3 text-fig.-groups ; 399-405, 4 text-fig.-groups).

The anatomical data in the above papers refer to the following *Carex* species: *Carex micropoda*, *C. pauciflora*, *C. hakkodensis*, *C. curvicollis*, *C. caudatifrons*, *C. peikutusani*, *C. Hancockiana*, *C. scita* var. *rishiriensis*, *C. flavocuspis*, *C. scabrinervia*.

3. **On fungi concealed in the lenticels of healthy mulberry trees.** (Japanese with English résumé). Kiyosi AOKI. (Bull. Imp. Sericult. Exp. Sta. Tôkyô **10**, 1941, 229-281, 3 pls., 2 text-figs., and 31 tables).

In various varieties of mulberry trees cultivated in various parts of Japan the author has found certain strains of fungi concealed in the lenticels. He could get 524 strains of fungi from 1249 lenticels in all. Always from one lenticel only one strain was obtained. The fungi belong to the genera *Alternaria*, *Phomopsis*, *Phoma*, *Collodochium*, *Fusarium*, *Hormodendrum*, *Ascochyta*, *Pestalozzia*, *Cephalosporum*, *Hormiactella*, *Pirostoma*, etc. Some of these fungi are pathogenic.

These fungi are generally present as the mycelium, but sometimes as spores. They do not develop further under normal conditions, though the mycelium in some species which are present in the vacant space of lenticels, was found to invade the primary cortex through the cork cambium even under natural condition. By sealing them in a wet chamber the author could lead them to the further development: the fungi will develop then on the surface of lenticels and sometimes produce spores and pycnidia.

4. **Chemismus der Cladonien unter besonderer Berücksichtigung der japanischen Arten. Nachtrag zu *Cladonia chlorophaea* und verwandte Arten.** (M. japan. Zfg.). Yasuhiko ASAHINA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 431-439, 9 Textfig.).—Ibid. **2. Untergattung *Cladina* (HILL.) WEB.** Von demselben Verf. (Ibid. 620-630, 7 Textfig.).

Der Unterschied zwischen *Cladonia chlorophaea* (FLK.) ZOPF emend. ASAHINA f. *conistea* DEL. und *Cl. fimbriata* f. *conistea* ist einigermassen unsicher. Nach der

Ansicht des Verfs. müssen alle japanische Arten, welche bisher durch den ausländischen Forscher als *Cl. fimbriata* f. *conistea* aufgefasst worden sind, zu *Cl. chlorophaea* f. *conistea* gehören. *Cl. chlorophaea* f. *conistea* ähnelt äusserlich etwas dem jungen Exemplar von *Cl. chlorophaea*, doch kann man leicht sie voneinander unterscheiden, indem f. *conistea* immer Atranorin enthält.

Inbezug auf die Untergattung Cladina (HILL.) W52. beschreibt der Verf. die Morphologie und den Chemismus der folgenden Flechten: *Cladonia rangiferina* (L.) W52. (Stoffwechselprodukt=Atranorin und Fumarprotocetrarsäure) (einschliesslich pl. *vulgaris* SCHAER, f. *tenuis* DEL., f. *crispata* COEM., f. *setigera* OXNER, f. *stygia* FR., f. *prolifera* FLOT), *Cl. sylvatica* (L.) HARM (d-Usninsäure+Fumarprotocetrarsäure+einen noch nicht näher charakterisierten farblosen Körper), f. *inactiva* ASAHINA f. nov., f. *pygmaea*, f. *decumbens*), *Cl. mitis* (aus Japan) (d-Usninsäure, Rangiformsäure, Cladonin), *Cl. tenuis* (d-Usninsäure+Fumaroprotocetrarsäure), *Cl. leucophaea* (Fumarprotocetrarsäure, keine Usninsäure), *Cl. fallax* (Fumarprotocetrarsäure und Usninsäure)

Cl. subconistea ASAHINA sp. nov. wurde früher durch SANDSTET zu *Cl. chlorophaea* idenzifiert, doch kann man sie von der letzteren unterscheiden durch die Tatsache, dass sie Pseudomicumsäure sowie Atranorin enthält.

Weiter wird *Cl. fimbriata* (L.) FR. var. *ambigua* ASAHINA var. nov. erwähnt.

5. Lichenologische Notizen (XVII). (M. japan. Zfg.). Yasuhiko ASAHINA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 485–489, 3 Textfig.).

Die folgenden neuen Flechten sind beschrieben (einschliesslich ihren Chemismus): *Cl. formosana* ASAHINA sp. nov., f. *sublaevigata* ASAHINA f. nov., f. *aberrans* ASAHINA f. nov., f. *Watanabei* f. nov.

6. Pflanzengeographische und nomenklatorische Mitteilungen über asiatische und australische Pflanzenarten (1). P. CRETZOIU. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 406–409, 3 Karten).

Die folgenden Pflanzen sind enumeriert: *Matonia pectinata* R. BR., *Avenastrum tentoensis* (HONDA) CRETZ., nov. comb., *Adactylus Brunonis* (GRIFF.) CRETZ., nov. comb., *A. ellipticus* (J. J. SMITH) CRETZ., nov. comb., *Hopeoides* CRETZ., nov. nom. gen. nov. mit *H. scaphula* (ROXB.) CRETZ., nov. comb., *Hybanthus caledonicus* (TURCZ.) CRETZ., nov. comb., *Ligularia Pavlovii* (LIPSCH.) CRETZ., nov. comb.

Für *Matonia*, *Avenastrum* und *Hopeoides* ist je eine Karte ihrer geographischen Verbreitung angegeben.

7. Comments on Far Eastern *Euphorbia*. Leon CROIZAT. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 573-578).

The following species of *Euphorbia* are discussed: *Euphorbia Fischeriana* STEUD., *E. Kaleniczenkii* CZERN., *E. lunulata* BGE. var. *souchouensis* HURUS., *E. virgata* W. et K., *E. Esula* L., *E. Nakaii* HURUS., *E. tarokoensis* HAY., var. *kwangtungensis* CROIZ., *E. formosana* HAY.

8. Studien über die Thermoflora von Japan X. Thermale Bakterien und Algen aus den thermalen Quellen von Yumoto bei Nikkô. (Jap. m. deutsch. Zfg.). Y. EMOTO und H. HIROSE. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 477–485, 3 Textfig.).

Wenn man die Untersuchungsresultate anderer Forscher sowie die eigenen der Verff. zusammenfasst, sind in den thermalen Quellen von Yumoto bei Nikkô im ganzen

19 Arten und 1 Varietät von Bakterien und 23 Arten und 2 Varietäten von Cyanophyceen, je 2 Arten von Flagellaten und Chlorophyceen nachzuweisen. Die folgenden sind die durch die vorliegende Beobachtung neulich zu den Thermen von Japan addierten Arten und Varietäten; Cyanophyceen—*Aphanothece nidulans* var. *endophytica*, *Chroococcus endophyticus*, *Synechococcus viridissimus*, *Phormidium Trelesei*, *Phormidium lapideum* var. *amorphum* var. nov., Chlorophyceen—*Chlorosarcina consociata*, *Chlorosphaerea angulosa*.

9. Bacteria and algae of the thermal springs in Simane Prefecture (I)–(II). (Japanese with English résumé). Y. EMOTO and Y. YONEDA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 654–663, 704–719, 11 text-figs. in all, incl. 1 map).

Eight mineral and hot springs in Simane Prefecture were studied in respect to their microflora, and in this paper each of these eight springs is described in detail. They are sulphated bitter, saline bitter, simple, alkaline common salt, carbonate spring respectively. No sulphur spring is present. The temperature is not high and lies between 26.3–60°C, pH lies between 6.9–9.0.

Concerning the microflora 66 species were identified on the whole, viz. 1 *Bacterium*, 50 Cyanophyceae, 6 Chlorophyceae, 4 Conjugatae and 5 Bacillariophyceae.

The discovery of *Gallionella ferruginea*, an iron bacterium, is rather remarkable.

A certain number of species are newly added to the Japanese microflora through the present investigation. They are enumerated at the end of the paper.

10. Observationes ad plantas Asiae Orientalis (XX). (With Japanese résumé). Hirosi HARA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 631–646, 3 text-figs.).

The following are new species contained in this paper: *Coliosalinum nipponicum*, *Primula Kawasimae*, *Apocynum Basikurumon*, and *Trigonotis Nakaii*.

11. Notulae de Hepaticis japonicis (I). (With Japanese résumé). S. HATTORI. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 457–466, 2 text-fig.-groups).

Among 9 species of the genus *Taeniolejeunea*, *T. Verdoornii* is a new species and described fully with illustrations.

12. Anthocyan pigment from the red flower of *Hibiscus rosa-sinensis* L. (Preliminary report). (Japanese with English résumé). Kôzô HAYASHI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 417–422).

The author has done a chemical study of dried material of the flower of *Hibiscus rosa-sinensis*. Since the pigment has been partially decomposed during the drying of red petals, no crystals of the colouring matter were got. However, the examination of the amorphous substance has led the author to the conclusion that the pigment under discussion has the structure of a cyanidin diglucoside ($C_{27}H_{31}O_{16}Cl$).

13. On the anthocyanins from the fruit of *Ligustrum japonicum* THUNB. (Preliminary report). (Japanese with English résumé). Kôzô HAYASHI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 423–428).

The author gives the following summary.

The colouring matters of the fruits of *Ligustrum japonicum*, which are supposed to be identical with "ligulin" (M. J. NICKLÈS, E. PFAUS) were isolated and studied. They were obtained only in amorphous condition. The chemical investigation showed that this amorphous product might be a mixture of two anthocyanins, cyanidin mono-

glucoside and malvidin monoglucoside. The fractionation and crystallization of these components will be undertaken later.

14. A study on the relative resistance of the beech wood to decay. (Japanese with English résumé). Takewo HEMMI, Shigeyasu AKAI and Humio OHNO. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **10**, 1941, 305–316, 4 text-figs.).

Experiments were done on a number of wood-destroying fungi (*Polystictus*, *Polyporus*, *Ganoderma*, *Irpex*, *Stereum*, *Fomes*, and *Trametes*, 16 species in all). They were cultured previously on an agar medium in the flasks, and after a certain time the test blocks of beech wood were inserted in these flasks and kept there for 320 days at 24°C.

In the case of such infection experiment by *Polyporus Mikadoi* the decay of woods was most serious, whilst those infected with *Stereum frustulosum* showed the highest decay resistance. The loss of dry weight was in average 60.92% and 11.15% in the above two cases respectively. It may be remarked that the losses of dry weight do not run parallel to the degree of mycelial growth on them. In *Polystictus hirsutum* and *P. sanguineus* the optimum temperature for their mycelial growth is far higher than that prevalent during the experiment. The superficial part was seen to decay highly, and the fairly high percentage of dry weight loss was recorded; but the deeper part of wood remained sound.

Polyporus orientalis and *P. Schweinitzii* on pine trees and other Conifers caused the rot of the test blocks in the author's experiments, and consequently the former showed white pockets, whilst the latter brown conical rot.

15. Ecological studies of the macroconidia of *Gibberella Fujikuroi* in relation to environmental factors I. (Japanese with English résumé). Takewo HEMMI and Zyunzo AOYAGI. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **10**, 1941, 68–80, 11 tables).

The optimum temperature for the germination of the macroconidia of *Gibberella Fujikuroi* lies between 28–30°C, the maximum is presumably slightly higher than 44° and the minimum lower than 8°.

For studying the influence of air humidity upon the germination of the macroconidia small drops of their suspension were placed on a slide glass, and dried at 28°. The slide was kept in a special dish where air humidity may be controlled. When the slide is placed in saturated atmosphere, the germination was fairly good (45.5% at 28°). When the slide is kept at 95.7% relative humidity, a slight germination takes place at 28°, but not at all at 24°.

In the absence of light the germination percentage as well as the length of germ-tubes are greater than in its presence. Further, the filtrate of the culture on potato decoction of the present fungus favours the germination of the macroconidia, etc.

16. Virus disease of ferns. (Japanese with English résumé). Iwao HINO and Yosinori INOUE. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1941, 1–6, 3 text-figs.).

Since the announcement of the occurrence of virus disease in some ferns (10 species) by HINO in 1933 he could discover eight new host plants containing the X-bodies in their respective epidermis, so that now in all 18 species of such kind of hosts are known. These hosts belong to the genera *Osmunda* (1 species), *Asplenium* (2), *Athyrium* (2), *Colysis* (1), *Conogramme* (1), *Dryopteris* (2), *Microsorum* (1), *Morginaria* (1), *Nephrolepis* (1), *Pleurosoriopsis* (1), *Polystichum* (1), *Pteridium* (1), *Pteris* (1), *Ptilopteris* (1), *Woodwardia* (1), *Plagiogyria* (1).

17. Studies of mitosis and meiosis in comparison III. Behaviour of chromonemata in the pre-leptotene stage in meiosis. Tosisuke HIRAOKA. (Cyt. **11**, 1941, 473–482, 26 text-figs.).

In spore (pollen) mother cells in *Psilotum, Tradescantia, Trillium, Fritillaria* and *Vicia*, the chromosome behaviour in the pre-leptotene stage was observed mostly by means of the acetocarmine smear method. The chromosomes which are in different state in the resting stage become condensed and form chromosomal bodies in which coiled chromonemata are more or less clearly observable. The chromosome unravelling follows then, and the leptotene stage is reached. This behaviour of contraction and unravelling of chromosomes is comparable to the behaviour of chromosomes at the spiral stage in mitosis and the stage which follows it directly or the stage in which the spirals are drawn out. From this parallelism of behaviour, the author concludes that the behaviour of chromosomes is fundamentally the same in the beginning in both mitosis and meiosis. Author.

18. Studies of mitosis and meiosis in comparison IV. A contribution to the study of the origin of the "bouquet" and its formation. Tosisuke HIRAOKA. (Cyt. **11**, 1941, 483–492, 12 text-figs.)

In this paper, the chromosome behaviour at the most characteristic stage of meiosis, the amphitene, is reported. In spore (pollen) mother cells of *Tradescantia* and *Psilotum*, the chromosomes are arranged in whorl or bouquet, and in *Trillium* a peculiar arrangement in asters are observed in this stage. On some observational and experimental grounds, it is concluded that under the assumption that no rotation of the nucleus takes place before the amphitene stage, the base of bouquet corresponds to the distal region of the chromosomes. Some conditions which may give rise to the formation of these bouquet figures are also considered. Author.

19. Uredinales of Okinawa Island. Contributions to the rust-flora of Eastern Asia III. Naohide HIRATSUKA. (Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. **17**, 1941, 16–39).

The species belonging to the following genera are enumerated:

Melampsoraceae: *Milesia* (2 species), *Hyalospora* (1), *Pucciniastrum* (1), *Phakopsis* (5), *Coleopuccinella* (1), *Coleosporium* (7), *Skierka* (1), *Ctenoderm* (1).

Pucciniaceae: *Kueneola* (1), *Hampsora* (2), *Poliostelium* (1), *Angiopsora* (1), *Pileolaria* (1), *Ravenalia* (1), *Phragmidium* (3), *Uromyces* (11), *Puccinia* (44, of which *P. Scirpi-ternatani* is a new species).

Uredinales Imperfecti: *Aecidium* (5), *Uredo* (4).

The geographical distribution of the above species is pointed out.

20. Studies on the pear rust caused by *Gymnosporangium Haraeanum* SYD. (Japanese). Naohide HIRATSUKA. (Trans. Tottori Soc. Agric. Sc. **8**, 1940, 11–53).

This semi-popular paper devoted to the announcement of the author's studies concerning the relation between the pear rust and the juniper, on which *Gymnosporangium Haraeanum* lives as the parasite.

Juniperus chinensis is widely cultivated in various parts of Japan as an ornamental plant, and according to the author's studies its young shoots for sale in Tottori are generally infected by the pear rust fungus, *Gymnosporangium Haraeanum*. The degree of infection is various in different strains of juniper, of which that known by the Japanese name "Ibukikaiduka" is especially most intensely infected, thus, for

instance, in and near Tottori the author has found that its 80% suffers under the in tion by this fungus. The high frequency of rust-diseased pear trees in and near Tott is quite understandable. The susceptibility of different kinds of pear trees to th infection of this fungus is mannigfold. The pears of European and American ori are far less susceptible than those of Japanese origin or even immune. Those Chinese origin lie intermediate between the two in this respect.

The germination of teleutospores may take place even at 53°C under dry con tion, though slightly, but under moist condition 36° and 40°C during 6 and 4 hou respectively suffice to destroy entirely the power of their germination.

Near Tottori the teleutospores become mature at ±10th April and they w retain their germination power till the end of June, if they remain on the shoot the host plant, while those taken away from the latter or placed on the sorus forme on small twigs will die somewhat earlier.

In the last part of the paper the author speaks about the control of this rus disease.

21. Materials for a rust-flora of Formosa. (With Japanese résumé). Naohid HIRATSUKA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 267–273).

The rusts belonging to the following genera are enumerated or described: *Uredinopsis* (1 species), *Milesina* (2, of which *M. formosana* HIRATSUKA f. et HASHIOKA is a new species), *Pucciniastrum* (2), *Melampsora* (1), *Phakopsora* (1), *Crossopsora* (1), *Coleosporium* (2), *Phragmidium* (1), *Uromyces* (4), *Puccinia* (11), *Endophyllum* (1), *Uredo* (3), *Aecidium* (1).

22. Some observations on the blooming of *Triticum* and its allied genera in relation to systematics. (Japanese with English résumé). Isawo HIRAYOSHI. (Jap. Jour. Gen. **17**, 1941, 265-394, 6 graphs and 18 tables).

The author compares in this paper several processes relating to heading and blooming in various groups of *Triticum* and several allied genera, such as *Hordeum*, *Secale*, *Haynaldia*, *Aegilotrichum*. It is naturally impossible to cite here all individual facts contained in this paper, and below some few data will be pointed out.

The average date of heading is the same for Dinkel and Emmer groups on one hand, and for Einkorn and Timophéevi on the other. The Dinkel and Emmer groups are earlier in heading than the Einkorn and the Timopheevi groups. The length of the split part of the anther is least in *Haynaldia* (12,6% of the whole anther length). In Dinkel and Timopheevi groups the split part is pretty long (62.99 and 64.86% respectively, whilst in the Einkorn and Emmer groups it is much shorter (28.36 and 31.73% respectively). Further, in *Secale cereale* it is 82.85% and in *Aegilotrichum* 98.18% long, etc.

In *Triticum aegilopoides* the flowering occurs first in the upper half of the spikelet of the head, whilst in *T. monococcum* the first flowering takes place in its middle part, somewhat nearer to the base than to the top.

The percentage of blooming florets per day against their total number is 39.88 in Einkorn, 36.94 in *T. Timopheevi*, 27.74 in Dinkel, 24.77 in Emmer, 19.01 in *Haynaldia*.

Some species of the Einkorn group and *T. dicoccoides* bloom at forenoon when the temperature is rising towards the maximum, whilst *T. Timopheevi* and *Haynaldia* at afternoon, when the temperature is falling from the maximum. In most species of the Emmer group and all of the Dinkel group the flowering begins and ends in one hour each, except at the midnight.

Air humidity has no connection with the flowering in *Triticum*, but the temperature exerts a certain influence over it.

23. Nuntia ad floram japonicae XLV. (With Japanese résumé). Masazi HONDA (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 439–443).

The following new species, varieties and forms are contained in the present paper: *Arisaema akitense* NAKAI f. *variegata*, f. nova, *Cornus controversa* HEMSLEY var. *viridivirgata*, var. nov., *Persicaria Thunbergii* GROSS var. *diffusa*, var. nov., *Agrostis flaccida* HACKEL var. *festucoides* var. nov., *Anaphalis viscosissima* HONDA var. *subnuda* var. nov., *Allium chinensis* G. DONF. *rosiflorum* f. nov., *Ixeris alpicola* NAKAI var. *tenuissima* HONDA var. nov., *Schizophragma hydrangeoides* S. et Z. var. *mollis*, v. nov., *Synurus humilis* HONDA sp. nov. (diagnosis given), *Hydrangea yesoensis* KOIDZUMI f. *alba* f. nov.

24. Variegation of *Taraxacum platycarpum*. Yasuo IINUMA. (Jap. Jour. Gen. **17**, 1941, 229–230, 2 text-figs.).

Seeds of wild growing stocks of *Taraxacum platycarpum* have given rise to a few variegated offspring. The fertilization between different stocks of the latter (self-sterile!) have produced variegated plants exclusively. The same process between different stocks of green plants, from which at first variegated offspring have arisen, has given rise to green: variegated in the ratio 79:21 (in round numbers). The results of this experiment shows that the variegated plants are recessive monozygotes, and the green plants in this experiment are the heterozygotes of monogenic nature, the deficiency of variegated segregates from the ratio 3:1 being evidently due to their weakness and consequent excessive death.

25. On the Clavariaceae of Japan V. The species found in the Northern Honsyû.—Ibid VI. The species found in the Central Honsyû. Sanshi IMAI. (Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. **16**, 1941, 209–217, 244–250).

In the first paper above cited 32 species of *Clavaria* are enumerated, of which the following are new and described: *C. subtillissima*, *C. fastidiosa*, and *C. splendidula*.

In the second paper 34 species of *Clavaria* and 1 of *Pistillaria* are enumerated, of which *C. kisoensis*, *C. rubrofiliformis*, *C. trigonosperma* are new species and described.

26. Studia agaricacearum japonicarum II–III. (With Japanese résumé). Sanshi IMAI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 444–452, 514–520).

The following new species are described among others: *Lepiota atrovinosa*, *Hygrophoris* (*Lamacium*) *purpureo-badius*, *H.* (*Hygrocybe*) *subvitellinus*, *Mycena fuyoensis*, *M. paralactea*, *M. Umeae*, *Marasmius cryptoneriae*, *Cantharellus fujisanensis*.

27. *Lobariae* novae japoniae. Sunao INUMARU. (Act. Phytotax. et Geobot. **10**, 1941, 214–216).

Lobaria ochracea, *L. subgetigera*, and *L. Horikawai* are described as new species.

28. On the osmotic pressure of *Medicago*, *Brassica* and *Gossypium*. (Japanese). Zyun'iti ISIKAWA and Itirô SATÔ. (Proc. Crop Sc. Soc. Japan **13**, 1941, 100–168, 5 tables).

The osmotic pressure of pressed out juice in some strains of *Medicago sativa* and *Brassica campestris* was measured by cryoscopic method and that of several strains of *Gossypium indicum* by plasmolytic method. The measurement was executed between

1 and 3 o'clock afternoon, which apparently corresponds to the maximum pressure period.

In *Medicago*, the pressed out juice amounts to 75.00–84.33% fresh weight, and the osmotic pressure to 8.672–28.82 atm. In *Brassica* the juice amounts to 81.80–87.77% fresh weight, and the osmotic pressure to 8.312–14.22 atm. The percentage of the juice tends to diminish from the beginning of December and rises again in the next January. The correlation between the percentage of juice and the osmotic pressure is in general negative.

In cotton, upland as well as oriental, the measurement of osmotic pressure was done by plasmolytic procedure. The pressure lies between 17.1–23.8 atm. The osmotic pressure is generally high in Japanese cotton (for instance, 17.1–23.8 atm.).

29. Ecological studies of peat bog (V). The peat bog of "Takadayati." (Japanese). E. IWATA. (Ecol. Rev. **7**, 1941, 220–236, 9 text-figs.).

"Takadayati" is an extensive peat bog, nearly 4 km distant from the Bot. Laboratory of Mt. Hakkôda. The plant associations in the peat bog itself and those in the surrounding land patches are as follows. In flat highlands of the peat bog the *Rhynchospora Yasudana-Sphagnum*-association comes first to development, whilst in the grooves which there run in various directions the *Menziesia ciliicalyx* var. *multiflora*-association is observed. In extremely moist land patches in south-eastern corner of the peat bog the *Rhynchospora Yasudana-Lobelia sessiliflora-Sphagnum*-association becomes developed.

As arborescent plants the *Menziesia ciliicalyx* var. *multiflora*-association exists in the peat bog, and in its western and eastern margin the *Rhynchospora Yasudana*- and the *Salix Reinii*-association are developed respectively. All around the peat bog we see the *Salix-Reinii*-association, and outside it the *Abies Mariesii*-association. In some parts we meet with the *Abies Mariesii*-association in regression, which is evidently due to the stoppage of development on account of unfavourable surrounding condition.

30. Studies on chromosome structure. III. The spiral structure of *Trillium* chromosomes in fixed material. Jiro IWATA. (Jap. Jour. Bot. **11**, 1941, 439–450, 1 pl. and 5 text-figs.)—**Ibid. IV. Observation of pollen mother cells in *Lilium japonicum* THUNB.** By the same author. (Ibid. 451–460, 1 pl. and 24 text-figs.)

31. Specialization in *Peronospora cubensis* (BERK. et CURT.) ROSTOW. (I). Comparative studies on the pathogenicities of the fungi from *Cucumis sativus* L. and *Cucurbita moschata* DUCHESNE. (Japanese with English résumé). Yosito IWATA. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1941, 101–113, 3 text-figs.).

Field observations of the author has shown that though Cucumber (*Cucumis sativus*) is severely invaded by downy mildew (*Peronospora cubensis*) squash (*Cucurbita moschata*) in the neighbouring field is not at all infected; and this observation led the author to the supposition that the downy mildew on cucumber and squash might be different physiological species. Indeed the artificial infection of squash with the fungus from the cucumber does not give any positive result, or at most slight effect. Nor does the infection of cucumber by the fungus from squash give conspicuous result.

32. Ecological studies of peat bog (VI). Studies of Suirennuma, a group of bog lakes I. Aquatic vegetation. (Japanese with English résumé). Tadao JIMBO. (Ecol. Rev. **7**, 1941, 129-140, 8 text-figs.).

Suirennuma is composed of four dystérophic waters which are lying in the so-called "Primäres Zwischenmoor "of KOPPE (primary intermediate moor) and developed upon volcanic ash at 1100 m above sea level in Mt. Hakkôda. Water is brown with pH 4.9–5.2. The margin is occupied by a zone of *Menyanthes trifoliata*; adjoining it, from the depth of ±0.3–0.4 m up to 1.5 m or rarely 2 m a zone of *Nymphaea tetragona* var. *angusta* is developed. The muddy bottom of the part deeper than 2 m is destitute of any hydrophyte.

A rich colonization by *Lobelia sessiliflora* as well as *Carex limosa* and *Middendorfii* takes place in the *Menyanthes* zone, followed by the development of a *Sphagnum* mat, which will lead to the formation of land pieces.

33. Ueber das Redoxpotential der Suspension lebender Hefezellen. Tomio KAKUKAWA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **12,** 1938, 551–571, 5 Textabb.).

Bei einer glukosehaltigen Zellensuspension von *Saccharomyces cerevisiae* hat der Verf. das Redoxpotential (Reduktion-Oxydation P.) ausgemessen, und zwar mit Hilfe eines WARBURGSschen manometrischen Apparats, in dessen ein Gährungsgefäss, eine Platinelektrode, ein KCl-Agarheber und ein Gaszufuhrrohr eingebunden waren. Die Versuche wurden unter streng anaerober Bedingung ausgeführt und zwar dabei wurde der Sauerstoff durch Stickstoff oder Wasserstoff vertrieben. Die Resultate werden tabellarisch und graphisch (Potentialzeitkurve) dargestellt.

Danach beträgt unter anaerober Bedingung der Endwert des Redoxpotentiales der glukosehaltigen Hefesuspension, welche auf pH=5,4 gepuffert wird, etwa –170 —–180 mV. Wenn man nun dabei den Verlauf der Potentialzeitkurve näher verfolgt, so wird man sehen, dass sofort nach dem Vertrieben des Sauerstoffs durch Stickstoff oder Wasserstoff, sie abzufallen beginnt und etwa nach zwei Stunden sich auf eine definitive Niveau einstellt, danach lange Zeit beinahe konstant bleibt, wenn auch der Stickstoffzufuhr unterbrochen wird.

Die gleichartigen Experimente wurden weiter vorgenommen mit Zugabe des Redoxindikatoren, Methylenblau, Indigotetrasulfonat, Indigotrisulfonat, Janusgrün und dabei wurde zugleich die Entfärbung der Indikatoren verfolgt (völlige Entfärbung =vollständige Reduktion). Bei diesen Versuchen fängt die Potentialzeitkurve sofort nach dem Zufuhr des Stickstoffes abzusinken an, in ganz gleicher Weise wie vorhin, doch diesmals flacht sie unterwegs, bevor sie dem Endwert erreicht, ab (z.B. bei Methylenblau um etwas +80 mV, für Indigotetrasulfonat um etwa +30mV, etc.), und dann bald abfällt, um das Niveau des Endpotentials zu erreichen. Dabei wurde der Indikator vollständig reduziert. Bei diesen Experimenten wurde es beobachtet, mit Ausnahme von Janusgrün, dass jeder von dem Verf. benutzten Indikatoren wegen seiner beschwerenden Wirkung eine mehr oder minder lange Verzögerung des Potentialabfallens verursacht. Ein vergleichender Versuch mit Methylenblau von zweierlei Konzentrationen ($1.10^{-4}\%$ und $5.10^{-4}\%$) hat gezeigt, dass die Verzögerung länger bei der letzteren Konzentration als bei der ersteren dauert.

Es ist zu bemerken, dass 1. der Endwert des Potentials ganz derselbe ist, ob der Indikator zugegeben wird oder nicht und 2. der Endwert beinahe gleich ist, ob die Experimente auf potentialmetrischem oder indikatorischem Wege ausgeführt werden.

34. Ueber das Redoxpotential des Pressaftes einer etiolierten Pflanze, *Vicia Faba*, und die Potentialveränderung einiger Substrate unter der Einwirkung des von der betreffenden Pflanze extrahierten Enzyms. Tomio KAKUKAWA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **16,** 1941, 305–330, 7 Textabb.)

Indem das Redoxpotential bisher fast lediglich an den Mikroorganismen studiert worden ist, hat der Verf. diesmals in dieser Hinsicht den Pressaft einer höheren Pflanze untersucht, nämlich *Vicia Faba*, von denen der etiolierte Stock als Material diente, um den störenden Einfluss der Kohlensäure-Assimilation zu vermeiden. Der pH wurde dabei auf 5,95 gepuffert und die Versuche wurden unter anaerober Bedingung vorgenommen. Temperatur 30°C. Nach den Verfs. Experimentalresultaten sinkt das Potential zuerst von dem Anfangswert, Eh=+350mV bis auf ein Potentialwert, Eh=+60mV ab, etwas 2 Stunden darin liegen bleibt und dann fällt auf den Endwert, Eh=−267mV ab. Die gleichartigen Versuche mit jungen Keimpflanzen haben die gleichen Ergebnisse angegeben, was zeigt, dass das Verhalten des Potentials von der Alter der Pflanzen ganz unabhängig ist.

Die Experimente wurden weiter mit Zugabe der Redoxindikatoren ausgeführt, nämlich, Methylenblau, Indigotetrasulfonat, Indigotrisulfonat, Janusgrün und Neutralrot. Dabei wurde die völlige Entfärbung der von vier ersteren unter den obengenannten fünf Indikatoren nachgewiesen. Es ist zu bemerken, dass der Normalpotentialwert dieser vier Indikatoren niedriger ist als derselbe des Pressaftes von *Vicia Faba*, bei pH=6,00, z.B. Methylenblau, Eh+47mV, Indigotetrasulfonat, Eh=+6mV; Indigotrisulfonat, Eh=+28mV; Janusgrün, Eh=−183mV, Pressaft, Eh=−267vM), während derselbe von Neutralrot höher ist als derselbe des Pressaftes (nämlich Eh=−279mV).

Weiter, bei Zugabe von KCN-Lösungen gewisser Konzentration (z.B. M/10 oder M/100) wurde die Hemmung der Abfallverzögerung des Potentials nachgewiesen.

Die weiteren Resultate der Verfs. Experimente sind kurz wie folgt. Unter der Einwirkung des Enzyms, welches aus dem Pressaft der betreffenden Pflanzen extrahiert wird, erfähren gewisse Substanzen die Potentialveränderung. So z.B. unter pH=6,23 betragen die Endpotentiale, Eh=+18mV für Glukoselösung, Eh=+31mV für Globulinlösung, Eh=+30 für Phenylalaninlösung, Eh=−197mV für Cysteinlösung. Der Pressaft beeinträchtigt die Methylenblaureduktion bei der Gegenwart einiger Substanzen, z.B. Glukose, Phenylalanin, Tyrosin oder Cystein, besonders durch Cystein wird eine starke Verkürzung der Entfärbungsdauer mitgebracht.

35. The KANEHIRA-MATUSIMA 1940 collection of New Guinea plants II, IV, V. (With Japanese résumé). Ryôzô KANEHIRA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 385–392, 489–513, 14 text-figs.).

Among a number of species enumerated the following are new and provided with their respective diagnoses: *Freycinetia cyrtocarpa* KANEHIRA, *P. F. spiralis* KANEHIRA, *Pandanus foveolatus* KANEHIRA, *P. boemiensis* KANEHIRA, *P. humicola* KANEHIRA, *Alyxia arfakensis* KANEHIRA et HATUSIMA, *A. punctata* KANEHIRA et HATUSIMA, *A. purpureoclada* KANEHIRA et HATUSIMA, *Clitandropsis crassifolia* KANEHIRA et HATUSIMA, *Parsonsia dallmannensis* KANEHIRA et HATUSIMA, *P. laevis* KANEHIRA et HATUSIMA, *P. momiensis* KANEHIRA et HATUSIMA, *P. rubra* KANEHIRA et MATUSIMA, *Ternstroemia Kanehirai* KOBUNSKI, *Eurya Kanehirai* KOBUNSKI, *E. longisepala* KOBUNSKI.

36. Rückkreuzung des Bastards *Ae. caudata*×*Ae. cylindrica* zu den Eltern und seine Nachkommen. (H. KIHARA: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. VIII). Hitoshi KIHARA und Seiji MATSUMURA. (Cyt. **11**, 1941, 493–506, 2 Textabb. gruppe).

Der Bastard *Ae. caudata* L. ($n=7$)×*Ae. cylindrica* HOSTA ($n=14$) hat $7_{II}+7_{I}$ bei der Reifungsteilung der PMZ. Das gemeinsame Genom beider Arten ist C. Auf Grund der Rückkreuzung F_1×*Ae. caudata* ist das *Caudata*-Genom (C_{caud}) völlig aus-

tauschbar mit dem C_{cyl}-Genom von *Ae. cylindrica*. Die Rekombination zwischen beiden Genomen hat keinen Einfluss auf die Fruchbarkeit. Auch die morphologischen Eigenschaften lassen einfach die MENDELsche Vererbung erkennen, was auf die Rekombination der betreffenden Chromosomen beruht.

Bei der Rückkreuzung $F_1 \times$ *Ae. cylindrica* war eine Pflanze 27-chromosomig, wo die Konfiguration $1_{III}+12_{II}$ meist beobachtet wurde. Falls man einen Segmentaustausch zwischen 2 Chromosomen des F_1-Bastards annimmt, lassen sich die Chromosomenzahlschwankungen bei den Folgegenerationen dieser Pflanze leicht erklären.

Verff.

37. Studies on *Gymnosporangium Haraeanum* SYD. II. The rôle played by the insects in the transfer of spermatia in the fungi. (Japanese with English résumé). Eikichi KAWAMURA. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **10**, 1941, 297–303, 1 text-fig.).

When *Gymnosporangium Haraeanun* is parasitic on pear-trees, the nectar is secreted in the pustules formed by it on their leaves. Experiments were made to cover such pustules by cheese cloth, and it was observed that the number of aecidia produced there is reduced to one half as compared with the control, which was left uncovered. In the latter case certain insects visit the pustules, and consequently the nectar of several monosporangial pustules are mixed up, so as to increase the production of aecidia.

38. A free virus in dew and rain on mosaic tomato plants. (Japanese with English résumé). Eikichi KAWAMURA. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1941, 7–10, 1 text-fig.-group).

Dew and rain water on leaves of tomatos, which suffer under the mosaic disease was gathered, and after a certain treatment it was rubbed on the leaves of *Nicotiana* sp. After some days numerous local lesions peculiar to the virus disease appeared on the rubbed leaves.

39. *Euphrasia* of Western Nippon (Sikoku, Kyûsyû, Tyôsen) and Manchuria. (With Japanese résumé). Yojiro KIMURA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 524–540, 2 text-fig.-groups).

First of all an analytical key for species contained in this paper is given. Of 11 species enumerated *Euphrasia kiusiuana* is new.

40. Oekologische Studien über das Welken der Pflanzen. (Japanisch). J. KIN. (Ecol. Rev. **7**, 1941, 148–154, 3 text-figs.).

Eine Wasserkultur von *Pharbitis Nil* wurde künstlich zum Zustande des Welkens geführt mittelst der Wegnahme von Wasser aus dem Kulturgefäss, und die dadurch verursachte Veränderung der Atmungsintensität wurde untersucht.

Inbezug auf das Welken der Pflanzen unterscheidet der Verf. temporäres und permanentes im Sinne von BRIGGS und SCHANTZ (1912). Nach ihren Untersuchugen ist das Welken temporär, wenn der Wasserverlust niedriger als 0,9% des Frischgewichtes der Blätter ist und permanent, wenn er 1,0% erreicht. 0,9% ist sozusagen der Uebergangsstadium vom einer zu der anderen Welkensart.

Der Verf. hat experimentell nachgewiesen, dass während des Welkens durch den Wasserverlust die Atmungsintensität zuerst allmählich zunimmt und zwar bis zum obengenannten Uebergangsstadium zwischen beiden Arten Welkens (Maximum) und beim Erreichen des permanenten Welkens plötzlich abnimmt. Nach der Verfs. Ansicht ist die zuerst stattfindende Zunahme der Atmungsintensität beim obigen Versuch zur

Zersetzung von Reservestärke im Blatt zuzuschreiben. Die nachherige plötzliche Abnahme der Atmungsintensität wird dadurch hervorgerufen, dass die Reservestärke schon ganz erschöpft war.

41. Miscellaneous notes on Apiaceae (Umbelliferae) of Japan and Manchuria (IV). (Japanese). Masao KITAGAWA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 557–562).

A new genus *Spuriopimpinella* is created (Apiaceae-Apioideae-Ammoneae-*Carinae* (=*Pimpinnela* LINNAEUS gr. *Spuriopimponella* de BOISSIEU, *P.* LINNAEUS sect. Tragoselinum DE CANDOLLE subsect. Spuriopimpinella WOLFF.

42. Chemical studies on tomato ring mosaic virus. Matsunosuke KITAGAWA and Satoru AKUNE. (Proc. Imp. Acad. **17**, 1941, 374–378, 6 text-figs.).

The authors have got protein crystals from tobacco plants which suffer under tomato ring mosaic disease, and proven that they are the virus causing this disease.

As to the chemical methods for getting crystals which is mainly based on STANLEY's the readers will consult the original. The protein crystals under discussion are the needles about 22 mm long. Their solution acts positively towards biuret, xanthoprotein, glyoxylic acid as well as MILLON's reagent, and negatively towards the MOLISCH's test. The inoculation experiments on the leaves of *Nicotiana tabacum* (incl. several races), *N. glutinosa*, *N. repanda* and *Tubocapsicum anomalum* have given positive results.

The crystalline ring mosaic virus protein obtained by five times recrystallization was 100–1000 times more active in the inoculation experiments than the original juice extracted from diseased leaves.

43. Expositiones plantarum novarum Orientali-Asiaticarum. (Japanese with Latin diagnoses). Siro KITAMURA. (Act. Phytotax. et Geobot. **10**, 1941, 172–192, 6 text-fig.).

Among the plants enumerated the following are new species: *Scrophularia shikokiana*, *Polemonium kiushianum*, *P. racemosum*, *P. nipponicum*, *P. laxiflorum*, *Oxytropis kunashiriensis*, *Arisaema biradiatifolium*, *A. oblanceolata*, *A. Koidzumianum*.

44. The KANEHIRA-HATUSIMA 1940 collection of New Guinea plants III. (Compositae). Siro KITAMURA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 341–349, 1 text-fig.).

The following new species are noticed among others: *Blumea balsaminifera* (L.) DC. and *B. vestita* KITAMURA nov. sp.

45. On a bacterium associated with the rice blast disease. (Japanese with English résumé). K. KITANI. (Ann. Phytopath. Soc. Japan, **11**, 1941, 1 text-fig.).

In the lesion of the blast diseased rice plant a yellow bacterium is associated with its causal fungus. The bacterium belongs to the group number Bac. 211, 2222532. Diagnosis: peritrichiate flagella, 2–2.4 × 0.5–0.7 μ, oblong or short rod-shaped, no capsule, GRAM positive, aerob, optimum temperature 28–30°, maximum > 40°, minimum 10–16°.

The bacterium seems not to inhibit the mycelial growth of the fungus, but the germination of conidia seems to be inhibited to a certain extent.

46. Bambusaceae novae japonicae VII–VIII. Gen'iti KOIDZUMI. (Act. Phytotax. et Geobot. **10**, 1941, 209–213, 254–260).

The following plants are enumerated as new: *Arundinaria breivifolia*, *A. kunimiana*, *A. nambuensis*, *A. sakaigunensis*, *A. sikokiana*, *Sasa auriculata*, *S. Hatsuroana*,

S. kamohgunensis, S. neotenuissima, S. Segawana, S. usubcordatiphylla, S. fallax, S. Gombeiana, S. kaihunourana, S. kakudensis, S. Murasabuana, S. nishiyamensis, S. esuwasacrariocola, S. ovatoelliptica, S. epitrichoides, Pleioblastus pseudogracilis, P. pseudolinearis.

47. Anatomische Studien über panaschierte Blätter von Cyclobalanopsis *glauca* OERST. f. *fasciata* NAKAI. (M. deutsch. Zfg.) M. KUMAZAWA und S. HEKI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 406–416, 7 text-figs.).

Die blassen hellgrünlichen Teile der panaschierten Blätter von *Cyclobalanopsis glauca* f. *fasciata* vertiefen sich tiefrinnenartig an ihrer Unterseite, und zwar an der Grenze zwischen den blassen und normalen Teilen, welche von einer schmalhervorragenden Zone umgeben ist. In blassem Teile besteht das Mesophyll aus 10–12 interzellularlosen Schicht kleiner Zellen, was etwas mehr ist als beim normalen Teile. Einige die Gefässbündel umgebenden Mesophyllzellen haben dünne Zellwände und enthalten kleine braune Plastiden, welche am Chlorophyll arm sind. In den anderen Mesophyllzellen, welche die dicken Wände haben, sind die Chloroplasten vollkommen rückgebildet. Die Verhältnisse der Dicke der blassen und normalen Teile ist ±65:100. Beim Lichtblatt ist der Dickenunterschied von beiden Teilen bei den oberen Epidermiszellen grösser als bei den Mesophyllzellen, während beim Schattenblatte es gerade umgekehrt ist. Beim jungen Zustande (2 cm long) enthalten alle Mesophyllzellen die Chloroplasten gleicher Grösse, und die Blattspreite ist überall gleichdick. Bei dieser Entwicklungsstufe sind die Zellen, welche später die blassen Teile zusammensetzen, werden schon vollkommen differenziert, während die anderen Zellen noch sogar teilen.

48. Studies of mitosis and meiosis in comparison V. Some experimental observations of mitosis in *Tradescantia* staminate hairs. Yoshinari KUWADA and Takesi NAKAMURA. (Cyt. **12**, 1941, 21–43, 10 text-figs.)

In this paper, the authors distinguish the prophase of mitosis into the following five stages:—*a*, preparatory stage; *b*, contraction stage; *c*, spiral stage; *d*, despiralization stage; *e*, post-despiralization stage; and *f*, final prophase stage. In living staminate hairs of *Tradescantia reflexa*, it is demonstrated that at any one of these stages the mitosis can be abbreviated, and the nucleus comes to rest showing a diffuse structure like a resting nucleus, and also that at the *e* stage, the nucleus can also temporarily show this diffuse structure, and the mitosis soon becomes able to progress further and to complete the whole process. On the basis of these facts observed, the origin of the interkinesis nucleus in meiosis is considered, and a comparison of the stages in meiosis with those in mitosis is attempted.

Authors.

49. The hydration and dehydration phenomena in mitosis IV. The chromonemata as natural existence. Yoshinari KUWADA and Takesi NAKAMURA. (Cyt. **12**, 1941, 14–20, 2 text-figs.)

In this paper, the results of observation in living material (*Tradescantia* staminate hairs) of mitosis in the very beginning are reported, in which the coiled threads in the spiral stage are identified with the nuclear threads in the resting stage. Based on these results and those obtained previously at other stages of mitosis by the authors and their collaborators, it is contended that the chromonemata must be a natural structure.

Authors.

50. Serological studies on the distribution and concentration of tobacco mosaic virus in host plants. III. Measurements of virus 15–30 days after inoculation.—IV. Measurement of virus 1–2 months after inoculation.—V. Measurements of virus at intervals after two months. Takashi MATSUMOTO. (Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa **31**, 1941, 306–313, 1 text-fig., 3 tables; 345–350, 2 text-figs. and 2 tables; 445–450, 1 text-fig. and 2 tables).

The above cited papers contain the results of the author's investigations since the publication of those reviewed in this JOURNAL **11**, (193), No. 468.

The virus content of inoculated leaves increases considerably with the lapse of time. 15–20 days after inoculation the virus in the growing tips is generally less concentrated than in the upper expanding leaves. In this connection it is rather remarkable that this content is variable in different plant individuals, thus, for instance, the author refers to one case, where 20 days after inoculation the concentration in the growing tip is 1/10 (as indicated by the final dilution of the antigen showing the positive precipitin reaction) in contrast to 1/80 that in the inoculated leaf. Similar variability, though less in its degree, is seen in roots. Though in incipient stage the virus is not formed in the leaves below the inoculated leaf, after 15 days it is readily detectable in them.

In each leaf the virus is mostly less in the midrib than in the lamina, though in certain lower (older) leaves the reverse may be observed.

Another fact here to be mentioned is that the virus is more concentrated in the basal than in the upper stems.

Still another interesting fact is that the light green area of the mosaic leaf is richer in virus than the dark green area, as proved by the author by means of precipitin test as well as microscopic observation.

In respect to plants 1–2 months after the inoculation the accumulation of virus is greater in inoculated leaves as well as those near or immediately above them, but less in leaves higher than those just named, though the expanding leaves near the top are richer in virus than the lower ones. The distribution of virus is pretty regular in early stages, but this regularity becomes more or less disturbed afterwards. 2 months since the inoculation the virus content in the leaves is always high, and the maximum dilution 1/160 was observed. The lamina is richer in virus than the midrib as before. The presence of virus in the xylem has been proved, and it was further ascertained that the virus can move more or less freely, for instance, through the xylem parenchyma or the connective tissue between the vessels.

51. Some necrotic virus disease of tobacco. (Japanese with English résumé). Takashi MATSUMOTO. (Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa **31**, 1941, 217–218, 4 text-figs.).

In this paper three types of virus disease are noticed. In all three the author has got positive results through inoculation. The symptom of the first type among three is the production of irregular necrotic brown spots on leaves with or without connection with the veins. They are not of mosaic nature, though young leaves which develop afterwards show mosaic character. The second type is characterized by the necrosis, especially of the midrib and the vein arising from the latter. Later, stem lesions will take place. In the third type the necrotic line in leaves spreads in a zigzag manner, either distributed along the veins or irregularly.

According to the results of absorption tests, cross immunity tests and some physical reactions, as heating, filtration and dessication the author comes to the conclusion that 1. the first type which is closely related to tobacco common mosaic

is one of its variants, 2. the second type is derived also from common mosaic disease, and 3. the third type is, on the contrary, quite distinct from the two above named diseases.

52. Die Chromosomenzahl von *Platycodon glaucum* NAKAI. (Japanisch). Tamusa MIDUNO. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 376–377, 4 text-figs.).

In *Platycodon glaucum* n=9(PMZ), 2n=18(Wurzelspizenzelle) wurden festgestellt. Früher wurde für *Platycodon glaucum* var. *duplex* 2n=28 ausgerechnet, welches wahrscheinlich ein hypertriploid sein dürfte.

53. Studies on the gametophyte of ferns XXI. (On the prothallium of some species of *Asplenium* and its allied genera. (Japanese). Siduo MOMOSE. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 383–393, 2 text-figs.).—Ibid. XXII (Japanese). By the same author. (Ibid. 587–597, 8 text-figs.).

The prothallium structure of the following ferns was studied: *Phyllitis scolopendrium*, *Camptosorus sibiricus*, *Neottopteris Nidus*, *Cetrarch officinarum*, *Woodsia polystichoides*, *Physematium manchuriensis*, *Cystopteris fragilis*, *Acystopteris japonica*.

54. Cytogenetical studies on *Oryza sativa* L. V. The cytogenetics of F_1 hybrids of *Oryza sativa* L. and *O. latifolia* DESV. Toshitaro MORINAGA. (Jap. Jour. Bot. **11**, 1941, 461–478, 37 text-figs. and 3 tables).

55. Notes on the diatoms found on *Aegagropila Sauteri* (NEES.) KÜTZ. Tomozi MOROBUSE. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 410–417, 44 text-figs.).

In the culture of *Aegagropila Sauteri* in a glass vessel a number of diatoms were found growing on its body so luxuriantly that the growth of this alga is more or less inhibited. The following diatoms were found: *Melosira* (1 sp.), *Stephanodiscus* (1), *Coscinodiscus* (1), *Fragilaria* (2), *Synedra* (2), *Cocconeis* (5), *Achnanthes* (4), *Rhoicosphenia* (1), *Navicula* (2), *Amphora* (1), *Gomphonema* (3), *Denticula* (1), *Epithemia* (1), *Rhopalodia* (1), *Hantschia* (1), *Nitzschia* (4).

56. Marine algae of Kurile Islands I–II. Masazi NAGAI. (Jour. Fac. Agric., Hokkaido Imp. Univ. **44**, 1940–41, 1–310, 6 pls. and 2 maps).

In the introduction of this monographic paper the author summarizes at first the results of investigations of the marine algae of the Kurile Islands hitherto executed. Then under the title "Classification of the algae in the Kurile Islands" the author enumerates and describes all species, varieties and forms, this part forming th main bulk of the paper (pp. 3–242). The algae treated in this paper belong to the Myxophyceae (1 sp.), Chlorophyceae, Phaeophyceae and Rhodophyceae, in all 187 species, 93 genera and 44 families. One new genus is established, viz. *Streptophyllum* MIYABE et NAGAI (Laminariaceae).

The following new species are cited: *Monostroma ochotensis* NAGAI, *Entocladia Pterosiphoniae* NAGAI, *Aegagropila kurilensis* NAGAI, *Ectocarpus fusiformis* NAGAI, *Punctaria flaccida* NAGAI, *Laminaria sikotanensis* MIYABE et NAGAI, *Cymathaere japonica* MIYABE et NAGAI, *Porphyra ochotensis* NAGAI, *Rhodochorton kurilense* NAGAI, *Iridophycus subdichotomum* NAGAI, *Antithamnion Shimamuranum* NAGAI, *Yendonia japonica* NAGAI, *Pterosiphonia japonica* NAGAI.

Besides several new forms and combinations are contained, and many species are described with illustrations.

The marine algae of the Kurile Islands are classified into six groups according to their distribution, viz. upper-boreal group (19.9%, of the whole flora), upper-lower group (31.1%), common group from boreal origin (14.5%), common group from temperate origin (8.6%), north temperate-lower boreal group (19.9%), north temperate group (5.9%).

The bibliography embodies 268 papers in all. The index of Latin and Japanese names of the enumerated algae ends the paper.

57. Subdivision of the genus *Euonymus* (Japanese). Takenoshin NAKAI. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 615–619, 1 text-fig.-group).

A new division of the genus *Euonymus* by the author is as follows:

Grex I. Involuti (NAKAI). Leaves of young buds involute (containing Sect. 1, Pragmotessera (PIERRE) NAKAI, stat. nov., Sect. 2. Macrogammum NAKAI, Sect. 3. Vyenomus (PRESL.) NAKAI, stat. nov., Sect. 4. *Pseudovyenomus* NAKAI, Sect. 5. *Echinococcus* NAKAI, Sect. 6. Penteuonymus NAKAI, Sect. 7. Melanocarya (TURCZ.) NAKAI, stat. nov.

Grex II. Equitantes, NAKAI. Leaves of young buds equitant. Sect. 8. Ilicifolia NAKAI.

58. Notulae ad plantas Asiae Orientalis (XVII). (With Japanese résumé). Takenoshin NAKAI. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 675–691).

The following are new species: *Microtropis cornuta, M. polycarpa, Pimpinella lenantha, Aster kyobutensis, Sphaerodiscus* NAKAI, gen. nov., *G. cochinchinensis*, NAKAI. Besides some new varieties, comb. and names are contained in this paper.

59. Discovery of tetraploid *Citrus*: its significance in karyological and breeding of *Citrus* fruits. (Japanese with English résumé). Miyawo NAKAMURA. (Jour. Hort. Assoc. **10**, 1939, 217–220, 10 text-figs.).

This paper treats of two forms of *Citrus microcarpa* BUNGE, called in Japanese Sikikitu and Sikinarimikan respectively. In the former which is diploid (n=9) the meiotic division of PMC is quite regular, giving rise to fertile pollen, while in the latter which is tetraploid (n=18) it is very irregular and gives rise to non-uniform pollen, of which ±30% is sterile. The mode of conjugation of chromosomes led the author to the supposition that the genom of *Citrus* will carry such constitution as AABBCCDE.

The external appearance of the two forms are almost equal, except the fact that in Sikinarimikan various organs and the cells of various tissues are larger than in the other. The author thinks that Sikinarimikan has been derived either from Sikikitu or from the forms closely allied to the latter. The discovery of tetraploid form of *Citrus* makes the creation of triploids by the cross tetraploid × diploid, and the production of seedless fruits possible.

60. Analysis of phylogenetic relationships of *Citrus* species by colorimetric test of bark. (Japanese with English résumé). Miyawo NAKAMURA and Kenkiti NAKAYAMA. (Jour. Hortic. Assoc. **12**, 1941, 15–22, 3 tables).

The colour reaction of barks of various species of *Citrus* has revealed their phylogenetic relationship which agrees perfectly with the data obtained in usual morphological ways.

The method consists in treating the extracts of bark substance in distilled water by modified aluminium reagent, molybdic acid reagent, titanous trichloride and ferric

chloride. Through this procedure the evolution of *Citrus* species is represented by the colour reaction of barks to have proceeded as follows: orange → pinkish orange → pink (with modified almen test), blue → bluish green → green → yellowish green (with molybdic acid test), green → gray → lilac (with titanous trichloride test) and yellowish brown → brown (with ferric chloride test).

The above course of reactions led the author to the following phylogenetic hypothesis, viz.: 1. the subgenus *Archicitrus* is clearly separable from *Metacitrus* and the former is more primitive than the latter. 2. Among *Archicitrus* two groups are distinguishable, of which one contains *Limonella* and *Citrophorum* and the other *Cepharocitrus* and *Aurantium*. In the second group the order of phylogenetic evolution should be *Cephalocitrus* → *Aurantium*.

As to *Metacitrus* the order of phylogenetic evolution should be *Pseudofortunella* ← *Osmocitrus* → *Acrumen*. In *Acrumen* the subsect. *Microacrumen* should be more primitive than that *Euacrumen*.

61. The chromosome number of the genus *Fortunella*, with special reference to diploidy of the "Golden Bean" *F. Hindsii* SWINGLE. (Japanese). Miyawo NAKAMURA (St. Citrol. **10**, 1941, 12–17 text-figs.).

The author has counted the n-chromosome number of various species of *Fortunella*, viz. subgenus Protocitrus, *P. Hindsii* SWINGLE, subgenus Eufortunella, its four species, *F. japonica*, SWINGLE, *F. margarota* SWINGLE, *F. crassifolia* SWINGLE and *F. obovata* TANAKA, and it was found that each contains n=9 chromosomes. The basic number 9 agrees with that of *Citrus* and *Poncitrus*, indicating that the two genera are phylogenetically in close relation to *Fortunella*.

The discovery of diploid *F. Hindsii* will indicate that the tetraploid *F. Hindsii* is an autotetraploid of this species.

As to the mode of phylogenetic evolution of *Fortunella* species, the author thinks that it is not through polyploidy, but through the gene mutation or recombination of allelomorphs.

62. Microchemical observation of some perfume yielding plants. (Japanese with English résumé). Miyawo NAKAMURA and Masao SUZUKI. (Hort. Trop. **10**, 1941, 119–142, 49 text-figs.).

By means of microchemical reactions the author has examined a number of perfume yielding plants, in what tissues the parts yieldings oily substance are distributed. Leaves, petals, roots, fruits and stems were the objects of study. The tissues yielding essential oil are oil cells, oil sacs, intercellular spaces, bladder hairs, papillae. In a number of genera the distribution of oil yielding tissues in various organs is indicated by the author.

63. The coleoptile growth and growth substances in a hereditary dwarf rice plant. (A preliminary note). Kane NAKAYAMA. (Jap. Jour. Gen. **17**, 1941, 156–164, 7 text-figs.).

The normal type AABB and the dwarf type aaBB of the rice plant (cf. this JOURNAL **9** (126), No. 427) were compared in respect to the growth of coleoptile under the influence of growth substance.

For experiment the common *Avena* method was adopted. First of all it was ascertained that the amount of growth substance contained at the tip of the coleoptile of 2mm length is practically equal in both types at the beginning of germination,

but that in normal type it gradually surpasses that in dwarf type, though at the sixth day the amounts of both become equal.

When the seedlings of both types are put in a heteroauxine solution 30 hours before the germination the growth of the coleoptile is either accelerated or prevented according to the concentration of that solution. Thus, for instance, in normal type 0.0025% solution leads to 17% increment as compared to the control, but 0.02% solution to the 10% growth depression. In dwarf type, even concentrated solution, which will cause the growth depression in normal type leads to the growth acceleration, thus, 0.02% solution, which, as just mentioned, depresses the growth of the normal type, caused 19% growth acceleration in dwarf type.

64. Das Phytoplankton des Kulunsees (Dalai-nor). (M. jap. Zfg). Ken'itirô NEGORO. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 363–369, 2 Textfig.).

Kulunsee (auch Dalai-nor oder Takai-hu genannt) ist ein grosser durch sein Enthalten des Salzwassers ausgezeichneter See in der nordwestlichen Mandschurei. Neuerdings hat der Verf. die in Formol aufbewahrten Phytoplankton dorthin bekommen. Sie ist sehr artenarm, doch jede Art war sehr individuenreich. Die Hauptarten sind *Microcystis aeroginosa* KG., *Planctenema Lauterborni* SCHMIDLE und seine Varietät *maior* var. nov. Inbezug auf diese letztere Art, welche bisher sehr wenig bekannt war, spricht der Verf. ziemlich eingehend. Ob sie zu den Heteroconten oder Ulotricales gehören mag, konnte der Verf. noch nicht entscheiden, obgleich er eher zu der ersteren Alternative geneigt ist.

65. Ueber die allgemeine Verbreitung und das massenhafte Vorkommen von *Pinnularia Braunii* var. *amphicephala* (A. MAYER) HUSTEDT in den mineralogen-azidotrophen Gewässern Japans. Ken'itirô NEGORO. (Proc. Imp. Acad. **17**, 1941, 425–428).

In verschiedenen Gegenden Japans ist *Pinnularia Braunii* var. *amphicephala* weit verbreitet und sie kommt massenhaft vor, und zwar in den Seen, Teichen, Quellen, Bächern usw. in vulkanischen Gebieten. Als die Resultate der Verfs. Reisen und Beobachtugen während zwei letzteren Jahren sind die Fundorte dieser Diatomee in einer Tabelle angezeigt und zugleich sind die Temperatur und der pH-Wert des Wassers im Fundorte sowie der Tag der Untersuchung angedeutet.

Nach den Angaben dieser Tabelle liegt die Temperatur zwischen 18–48°C. Dieselbe unter 35°C scheint für das Gedeihen der in Rede stehenden Diatomeenart günstig zu sein. Oberhalb 35° dominiert *Cyanidium caudarium* und bei hoher Temperatur, wie 48°C kommt sie nur vereinzelt vor.

Der pH-Wert liegt zwischen 5.0–1.7 und es ist merkwürdig, dass eine so hohe pH-Konzentration wie 1.7 kann keinen nennenswerten hemmenden Einfluss auf das Wachstum dieser Diatomee ausübt.

Es is hinzuzufügen, dass die in Rede stehende Diatomeenart, welche, wie oben geschildert, am Orte hoher pH-Konzentration bewohnen kann, auch zugleich im neutralen oder alkalinischen Gewässen leben kann, z.B. hat der Verf. sie beim pH=6.7–7.3 angetroffen.

66. Cytogenetical studies on *Avena* IV. Distorted Mendelian ratios due to the differential fertilization. I. NISHIYAMA. (Jap. Jour. Gen. **17**, 247–264, 1 text-fig. and 14 tables).

In the F_3 progenies of the triploid hybrids between *Avena barbata* (n=14) and *A. strigosa* (n=7) there was found a new diploid strain which always segregated

green and albino seedlings in a 1:1 ratio and gave no homologous greens. This strain is called "green inconstant". This type was further characterized by very early maturity as compared with normal diploid or *A. strigosa*.

By the genetic analysis it was confirmed that the green inconstant has a genic formula $\frac{al + +}{+ Re\,\lambda}$ where *al* is a gene for albino, *Re* for early ripening and λ for zygotic mortality.

As was expected, the author found two types $\left(\frac{al + +}{+ + +} \text{ and } \frac{+ + +}{+ Re\,\lambda}\right)$ in F_1 plants between green inconstants and normals. In the following generations plants with $\frac{al + +}{+ + +}$ gave green and albino seedlings in a 6:1 ratio. While the others with $\frac{+ + +}{+ Re\,\lambda}$ segregated early and normal plants in a 1:1 ratio. *Re* and λ were closely linked.

By crossing experiments it was discovered that pollen with different genic formula accomplished fertilization in different frequencies. From this fact it is certain that the pollen certation is a principal cause for the abnormal segregation ratio.

In the offspring of an early heterozygote $\left(\frac{+ + +}{+ Re\,\lambda}\right)$, however, the author obtained a new strain where the earliness was controlled by the monogenic inheritance (3:1). This type may have lost a lethal factor (λ) and at the same time a factor or factors for pollen certation. Author.

67. Favourable effects of treatment of seeds and sprouts with certain growth substances. Yakiti NOGUTI and Tomota SUGAWARA. (Proc. Imp. Acad. **16**, 1941, 402–404).

Seeds of two varieties of radishes were soaked in the water solution (0.02, 0.01 and 0.005%) of potassium β-indole-acetate and potassium α-naphtholen-acetate for 24 hours and later planted in field. In adult plants the weight of roots was smaller than that of the control, when the concentration of the reagent is high, but greater, when it is lower than $\pm$0.005%. The highest weight of the top was obtained by using 0.01% solution. Sprouts of three varieties of potatoes were treated in similar way, and the weight and the number of roots harvested were greater than in the control.

68. Stimulation induced by the exposure of seeds to carbon monoxide gas. Yakiti NOGUTI and Kunihiko TAKI. (Proc. Imp. Acad. **16**, 1941, 400–401, 1 text-fig.).

Seeds of certain plant species (*Triticum, Vicia, Brassica, Nicotiana*) were exposed to the action of CO-gas for 5–11 days. Owing to this treatment the seedlings of certain species were delayed in their growth (rice, cucumber, tomato, and *Medicago sativa* (Type A). In certain others the supernormal elongation of both stems and roots was induced (*Zea Mays, Vicia Faba, Lactuca sativa* and *Arctium Lappa*) (Type B), whilst in still others the supernormal elongation of either root or stem only was induced (Type C) (*Raphanus sativus, Asparagus officinalis, Brassica oleracea*).

The authors have practised the field experiments in respect to plants of the two types B and C after the treatment with CO. The results are shown in a table. Its inspection indicates that the above treatment induces occasionally the acceleration of the growth, not only in the seedlings, but also in their later development stage.

69. Additional notes on the structure of fossil tree ferns. (With Japanese résumé). Yudzuru OGURA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 453–461, 10 text figs.).

In *Cyathocaulis naktongensis* (from Korea) there are found small cortical meristeles and filiform hairs are present in the stem. *Cibotium Tatewakii* (also from Korea) accords with the former in its anatomical characters, for instance, the presence of few cortical meristeles and filiform hairs on the stem, whence the author includes this species among the genus *Cyathocaulis*, and calls it *Cyathocaulis Tatewakii*. The two species may be distinguished from each other by the fact that (1) the petiolar bases remain in the stem in the former, whilst in the latter, they fall off from their very bases, (2) the root mass around the stem is rather poor in *Tatewakii* and strongly developed in *naktongensis*, and (3) the sclerenchymatous sheath of the medullary bundle is more complete in *Tatewakii* than in *naktongensis*.

Cyathocaulis Yabei (from the Philippine Islands) is another related species possessing a few cortical meristeles.

Three species above cited may be distinguished, basing on the following characteristics: in *Y. Yabei* medullary meristeles contain small piths, and no sclerenchymatous sheath, in two others there is no pith in the medullary bundles, and whilst in *Tatewakii* the sclerenchymatous sheath is more or less complete, in *naktogensis* it is absent or interrupted.

It may be remarked that in both living fossil Cyatheae, though the medullary meristeles are always present, cortical ones are often lacking.

70. On the difference of tracheid membrane of needle-leaved trees according to the direction. (Japanese). Kametarô OHARA and Sakae NOHARA. (Fibers **7**, 1941, 3 pp and 2 text-figs.).

Thanks to the observations of certain authors it was hitherto known that the cell-membrane of the tracheids of coniferous wood behaves differently in radial and tangential direction in respect to its swelling as well as in contraction. Recently in the course of microscopical studies on the larch wood for the purpose of pulp fabrication the authors have discovered through the microchemical and staining reaction of its cell-membrane of its constituent tracheids that they are quite different in radial and tangential direction. If the cross sections of tracheids are examined a number of transitions from spherical towards rhomboidal outline are found, that nearer to the latter than to the former prevailing.

The authors have used as the materials of their experimentation chiefly wood of *Larix leptolepis*, but also that of *Picea ajanensis*, *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Ginkgo biloba* and got perfectly identical results.

When the cross-section of the wood with more or less rhomboidal outline is treated by chlorine zink iodine, the tangential and the radial walls are stained dirty yellowish brown or yellow respectively; this reaction shows that the former contains cellulose+lignin and the latter lignin alone. The treatment with phloroglucine+HCl as well as iodine sulphuric acid has confirmed the above conclusion. The staining reaction with Congo red and acid fuchsin points towards the same conclusion. By using the watery solution of oxaminblay 4RX the tangential and the radial walls are stained red-violet and pale red respectively (metachromasy), which proves that the structure is looser in tangental than in radial direction.

The remarkable reaction above cited is observable most conspicuously in such rhomboidal tracheids, where the tangential wall is longer than the radial. In the case when this relation is reversed (i.e. tangential shorter than radial) the result of the reaction is also just the reverse. In the tracheids with special outline no such reaction is perceptible.

The above behaviour is due to the fact that the wall in the course of development gradually lignifies from tangential towards radial.

71. Gramina japonica 2. (Japanese with Latin diagnoses). Jisaburo OHWI. (Act. Phytotax. et Geobot. **10**, 1941, 261–274).

Among others the two following new species are described: *Calamagrostis hymenoglossa* and *Pseudorhaphis Ukishiba.*

72. An account of the tribe Eragrosteae of Japan II. (With Japanese résumé). Jisaburo OHWI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 309–313).

The tribe Eragrostideae (according to C. E. HUBBARD, excepting the genus *Neyrandia,* which is excluded out and ranked among the Arundineae by him) contains besides the genus *Eragrostis* (which has been already cited, cf. this JOURNAL **11,** (149), No. 493) the following genera: *Cleistigenes* KENG (1 sp.), *Coelachne* R. BR. (1), *Tripogon* ROTH (4), *Leptochloa* BEAUV. (2), *Diplachne* BEAUV. (1), *Eleusine* GAERTN. (2), *Dactyloctenium* RICHT. (1).

73. The tribe Agrosteae of Japan, excluding the genus *Calamagrostis.* (With Japanese résumé). Jisaburo OHWI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 350–362).

Tribe 1. Agrosteae NEES comprise the following genera: *Agrostis* LINN. (comprising 18 species, incl. *A. dimorpholemma* OHWI, hybr. (vel sp.) nov., and *A. formosana* OHWI sp. nov.), *Polypogon* DESF. (3 sp., incl. *P. hondoensis* OHWI, sp. nov. vel hybr. nov.), *Phleum* LINN. (3 sp.), *Alopecurus* LINN. (5).

Tribe 2. Cinneae OHWI with the genus *Cinna* (1 sp.), *Aulacolepis* (3).

Tribe 3. Phaenospermeae ROSHEV. ZLAKI with the genus *Phaenosperma* (1 sp.).

Tribe 4. Brachyelytreae OHWI, trib. nov. with the genus *Brachyelytrum.*

74. The tribe Sporoboleae (Gramineae) in Japan. (With Japanese résumé). Jisaburo OHWI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 393–398).

The tribe Sporoboleae includes the genera *Garnotia* BRONGN. (1 sp.) and *Sporobolus* R. Br. (5 sp.), *Sphaerocaryum* NEES. (1 sp.), *Aristida* LINN. (3), *Muelenbergia* SCHREB. (4).

75. Grasses of Micronesia. (With Japanese résumé). Jisaburo OHWI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 537–552).

This paper, based on the collection by KANEHIRA and HATUSIMA, contains a number of records new to the islands and some new species. The latter are *Cynodon parviglumis, Isachne carolinensis, Digitaria Kanehirai, D. Hatsusimae,* and *Panicum paluauense.*

76. Stipeae (Gramineae) of Japan, Manchuria and Northern China. (Japanese with Latin diagnoses). Jisaburo OHWI. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 399–405).

The following plants are new species and comb. contained in this paper: *Stipa pubicalyx* OHWI, sp. nov., *Achnatherum mongholicum* OHWI comb. nov., *A. splendens* OHWI, comb. nov.

77. Aveneae (Gramineae) of Japan. (Japanese with Latin diagnoses). Jisaburo OHWI. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 438–440).

Among others the following are enumerated: *Deschampsia caespitosa* (LINN.) BEAUV. var. *levis* (TAKEDA) OHWI. comb. nov., var. *macrothyrsa* TATEWAKI et OHWI. comb. nov.

78. Phalarideae et Oryzeae (Gramineae) japonicae. (Japanese with Latin diagnoses). Jisaburo OHWI. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1914, 490–499).

Anthoxanthum sikokianum sp. nov., *Hierochloe odorata* var. *dahurica* (TRIN.) OHWI comb. nov.

79. On the fluorescence of wheat kernels under ultra-violet ray. (Japanese). Gen'iti OKA. (Proc. Crop Sc. Sc. Soc. Japan **8**, 1941, 20–32, 8 text-figs.).

According to the author's studies blue fluorescent light of wheat kernels under ultra-violet ray, may be used for identifying its strains.

Though various parts of wheat kernels, as seed-coats, endosperm, embryo, aleurone layer, etc. are able to show the fluorescence, the most intense fluorescence light is emitted by thin outer surface. The following account refers exclusively to the fluorescence of the latter type. The intensity of fluorescent light will be distinguished into four categories, 4:2:1:0, where the intensities 4 and 2 are double of 2 and 1 respectively and 0 emits no fluorescent light at all.

In one and the same spike all kernels do not necessarily identical in the intensities of their fluorescence. Though the percentages in one spike of the number of kernels which will emit fluorescent light of the same definite intensity are more or less different in different cases, such percentages are not so diverse as might be supposed at first glance, and the author was able to reduce them into three classes. This classification is one important characteristic for distinguishing wheat strains.

The intensity of fluorescence light may be influenced by a number of external factors, for instance, heavier kernels as well as those which are situated in one spike in the best position for their ripening emit more intense light than lighter ones or those which are not in good position for their ripening. The kernels with deep-coloured pericarps emit less intense fluorescent light than those with pale-coloured ones, etc.

80. Studies of the microorganism of the soil of solfataras. (Japanese with English résumé). Yônosuke OKADA. (Ecol. Rev. **7**, 1941, 155-163, 3 text-figs.).

As well known, the solfatara is characterized by emitting sulphurous gas which is naturally harmful to the plant life. So that its central part is quite free from plants; at a certain distance from it *Cladonia* is found growing, and at still further distance some higher plants are able to grow, *Miscanthus sinensis*, *Polygonum sachalinensis*, *Hydrangea paniculata*. Since hitherto the study of the microorganisms in solfatara soil was neglected, the author has made some investigations in this respect concerning the solfataras which abound in Mt. Hakkôda.

The soil of solfatara is extremely acidific, pH=1.4–1.6, 2.0–2.2, 2.6–2.8 or 2.8–3.1 in various points studied by the author. The methods of investigation were either the plating or the direct streaking.

In the soil of bare land in the central part of the solfatara Digokunuma the number of microorganisms reckoned by means of plating method amounts to ±80,000 per 1 gr of dry soil. The microorganism is represented by *Hormiscium*, perhaps a new species, provisionally named *H. acidophilus* by the author. It lives in soil of pH=1.4. By the direct streaking method it was found that in the soil, where *Cladonia* is found growing, which, as before stated, is somewhat distant from the central part, *Penicillium Westlingii* is dominant, though some few other species are found.

Ordinary peptone decomposing bacteria are also found, though in quite insignificant number.

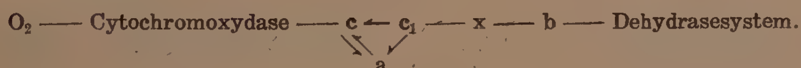
The general morphological and cultural characters of *Hormiscium acidophilus* are described in detail, for which the readers should consult the original.

81. On the mosaic disease of sweet potato. (Japanese). Hirosi OKAMOTO. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1941, 148-151, 5 text-figs.).

In Ryûkyû there are two types of mosaic disease of sweet potato. The author's account in this paper refers to one of them. This type of mosaic disease, evidently due to the virus, may be transmitted by grafting. The disease begins to appear between October and May of the next year, but the symptom is not visible during the summer, and appears externally as the air temperature descends, and again disappears in the next year parallel to the ascending temperature. 23–24° is the limit of high temperature for its appearance. Buds from diseased stocks, whether the symptom is visible or not externally, are generally diseased below optimum temperature for the disease.

82. Über die Eigenschaften und die Verbreitung der c_1-Komponente des Cytochroms. Kazuo OKUNUKI und Eijiro YAKUSHIJI. (Proc. Imp. Acad. **17**, 1941, 263–265).

In einer früheren Mitteilung (E. YAKUSHIJI u. K. OKUNUKI: Proc. Imp. Acad. **16** (1940) 299) haben wir die Isolierung der neuen Cytochromkomponente c_1 aus Rinderherzmuskel nebst einigen Eigenschaften von derselben beschrieben. Dabei wurde die Rolle des Cytochroms c_1 im Mechanismus der Zellatmung vorläufig in folgendem Schema dargestellt:



In der Tat gelang es uns nun, das Cytochrom c_1 aus den meisten untersuchten Tier- und Pflanzen-Organismen zu extrahieren und unser obenstehendes Schema, in welchem c-, a- und c_1-Komponente miteinander in dreieckigem Zusammenhang stehen, sowohl im Falle des Herzmuskels als auch der Bäckerhefe experimentell wohl zu stützen. Das Cytochrom c_1 erscheint in konzentrierter Lösung gelblich braun und unter reduziertem Zustand liegen die Absorptionsbanden: α-, β- und γ-Bande bei 522 mμ. Die zuletzt genannte Bande verschiebt sich bei der Oxydation nach 410 mμ. Weil die Pyridinhämochromogenbande bei 550 mμ hervortritt, scheint die prosthetische Gruppe des Cytochroms c_1 nicht von derjenigen der c-Komponente verschieden zu sein. Verff.

83. A sclerotial disease of *Narcissus*. (Japanese with English résumé). Matasuke SAKAGUCHI. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1941, 115-135, 1 pl. and 6 photos.).

A sclerotial disease of *Narcissus* appears externally first of all as the yellowing of leaf tips, which gradually spreads to the whole blade. Then very small sclerotia appear on the outer skin of the bulb. The plant grows very poorly, and the bulb dries up finally to die.

Sclerotia are spherical or subspherical, microconidia are spherical and there are no apothecia.

The fungus may be cultured on various nutrient media. Optimum temperature for mycelial growth 28°C, minimum 0°, and maximum 32–36°. pH lies between 1.9–10.1, optimum 4.8. The concentration of sucrose in nutrient media 5–7%, and even at 30% fair growth was observed.

Sclerotia were produced abundantly on sugar media. When the sucrose con-

centration increases, the number of sclerotia decreases, and at 7% they are scarcely produced.

In respect to NaCl, it was ascertained that non-salt media give most favourable result for the growth, and sclerotia were produced only on the saltless media.

The fungus under discussion may be probably *Sclerotium gladioli* (MASS.) DRAYTON.

84. Beobachtungen über japanische Moosflora XXV. Bryoflora der alpinen Region von Syazituhô (Korea). (M. japan. Zfg.). Kyuichi SAKURAI. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 531–536, 6 Textfig.).

Neu sind: *Mnium koraiense, Tripilocladium coreanum, Tetracladium abietina, Bryhnia alpicola.*

85. Fragmentary news from the Herbarium of the Tokyo Science Museum (II)–(III). (Japanese with Latin diagnoses). Yosisuke SATAKE. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 500–504, 721–725, 4 text-figs.).

Disporum viridescens NAKAI, *D. similascinum* A. GRAY, var. *ramosum* NAKAI, var. *variegatum* NAKAI, var. *rotundatum* SATAKE var. nov., *D. lutescens* KOIDZUMI, *D. ovale* OHWI, *Stachys Tanakai* SATAKE sp. nov. (Diagnosis!), *Swertia Matsudai* HAYATA (diagnosis!), *Salvia omerocalyx* HAYATA var. *prostrata* SATAKE var. nov., (diagnosis!), *Aletris spicata* FRANCHET var. *micrantha* SATAKE var. nov., (diagnosis!), *Carex baccans* NEES. var. *pallida* SATAKE, var. nov.

86. Systematic anatomy of the articulated corallines (VI) *Cheilospermum jungermannioides* (RUPRECHT) ARESCHOUG.—(VII) *Ch. yessoense* YENDO.—(VIII) *Ch. maximum* YENDO. (Japanese with English résumé). Sôkiti SEGAWA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 450–456, 4 text-figs.; 563–572, 4 text-figs.; 647–653, 2 text-figs.).

YENDO's *Cheilospermum Zanardinii* emend. consists of 3 sections, viz. Eucheilospermum, Alathocladia and Sperratocladia. *Ch. jungermannioides*, *Ch. yessoense*, and *Ch. maximum*, which are cited in the title, being ranked among each of these three sections respectively.

In this paper the author gives detailed description of their anatomical structure, and we can not review here all individual facts enumerated by the author, and we will simply speak about the general conclusions attained by the author on the basis of such anatomical studies.

The author's anatomical study of three sections of *Cheilospermum* convinced him that these three species are pretty widely different in respect to their anatomical structure, and he is in doubt, whether the classification of YENDO may be retained in future, especially since the first fundamental point of YENDO's classification, "the mother-cell of the propagating cells is generated in the medulla" is due to his wrong observation.

87. Cytological study of *Drosera obovata* MERT. et KOCH with special reference to its hybridity. (Japanese with English résumé). Tamaki SHIMAMURA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 553–558, 7 text-figs.).

Drosera obovata has its leaves intermediate between long (*D. longifolia*=*D. anglica* HUDSON) and short one (*D. rotundifolia* L.) in respect to their length. *D. obovata* is considered by some authors as a mere variety of *D. longifolia*.

A cytological study of these three species has given the following results:

D. anglica $2n=40$, $n=20$

D. rotundifolia $2n=20$, $n=10$

D. obovata $2n=30$, chromosome formula $=10_{II}+10_{I}$.

The above cytological behaviour led the author to the conclusion of the hybrid nature of *D. obovata.*

88. Studies on the relation between the cold and the disease resistance in the tea. (Japanese with the résumé in esperanto). Takasi SIMURA. (Proc. Crop Sc. Soc. Japan **13**, 1941, 5–19).

This paper treats of red tea disease caused by *Guignardia Camelliae* (COOKE) BUTLER of tea plant. It is known that the tea plants from India are in general resistant against red tea disease, but less resistant against cold, whilst in indigenous tea plants just the reverse is noticed. The Chinese species lies in this respect between the above two. Further, it is known about tea leaves that the richer in tannin, the more resistant against the disease, the less so against cold, whilst the poorness of tannin and the richness of nitrogenous substance lead to the strong cold resistance and weak disease resistance.

Since the causal fungus of red tea disease prospers best under 27–30° it is easily understandable that this disease is most prevalent in moist torrid countries, whilst in cold regions it will not prevail at all.

From the viewpoint of breeding, the culture of strains rich in tannin and consequently free from the disease attack, as red tea, will be best suited to moist warm regions, whilst in cold regions the strain containing less tannin, such as green tea, will be most suitable.

89. The hydration and dehydration phenomena in mitosis. III. Apparent changes in structure of the nucleus. Namio SINKE. (Cyt. **12**, 1941, 1–13, 7 text-figs.).

It is demonstrated that the fine structure of living nuclei in *Tradescantia* is transformed into a coarse structure by mere dehydration of the nucleus with hypertonic solutions, and nuclei of a coarse structure are altered to those of fine structure by hydration of the cells with water. Similar changes in visible structure are also observed when the cells are exposed to high temperatures and then brought to room temperature. It is also observed that in the guard cells of stomata, the nuclei are of fine structure when the stomata are in a somewhat closed state and are of coarse structure in both moderately and considerably open states. In all these cases, the chromonemata generally present the spiral configuration when the nuclei are of fine structure, and the twisted configuration when they are of coarse structure. The extremely coarse structure of the erythrocyte nucleus of *Triturus pyrrhogaster* can also be transformed artificially into a fine structure by treating the nuclei with hypotonic solutions. From these results of experiments, the author reaches the conclusions that the diversity in visible structure in living nuclei is merely superficial and is due to the difference in the configuration of the chromonemata which depends mainly on the grade of hydration or dehydration of the nuclei or the chromosomes. Author.

90. Embryological observations on *Taiwania cryptomerioides* HAYATA. Yosinori SUGIHARA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **16**, 1941, 291–295, 2 pls. and 2 text-figs.).

Taiwania is the monotypic genus of the Coniferae allied to *Cryptomeria*, for which recently a special family, Taiwaniaceae was established.

The fertilization was observed in a certain locality of Formosa to take place in the middle of July. Immediately before it the body-cell of the male gametophyte divides into two sperm-cells of equal size. The very small female prothallium is provided at its apex with a group of 4–9 archegonia with no sterile tissues. After the fertilization the male and the female nuclei in contact pass downwards to the bottom of the archegonium. The fusion nucleus undergoes three successive divisions to form eight nuclei. The wall formation soon ensues, and consequently the two and three tiers, each composed of few cells, are formed. Even the uppermost tier is completely walled in contrast to what we see in many Conifers. The cells of the middle tier elongate to form the prosuspensor. Those of the lowest tier are the embryonal units, each of which develops independently into a separate embryo (cleavage polyembryony). Then the cells situated next to the prosuspensor form embryonal tubes, and no primary suspensor is produced.

The chromosome number in the female prothallium was observed to be 11, which agrees with the results of observations of certain other authors.

91. Cytological studies of sugar cane 2. Observations on some POJ varieties. Eitaro SUZUKI. (Cyt. **11**, 1914, 507-514, 17 text-figs.).

The chromosome numbers were counted in PMC of some sugar cane varieties cultivated in Formosa (I. metaphase). To cite one instance, in the variety 2725 POJ the chromosome formula is $50_{II}+6_{I}+1$ fragment, $49_{II}+8_{I}+1$ fragment. The number of univalents lies between 6–13, besides 1 fragment.

In another variety 2878POJ 2–5 bivalents are sometimes clearly arranged, forming so-called secondary associations.

In *Saccharum spontaneum* L. from Karenkô we observe 48_{II} at the first metaphase of PMC.

92. Ueber die Zahl und die Grösse der Spaltöffnungen (Japanisch). Sigeteru SUZUKI und Yoshiji YOSHII. (Ecol. Rev. **7**, 1941, 164-174, 1 Tab.).

Die Verff. haben an 123 Arten Pflanzen, welche zu 53 Familien gehören und in ihrem Habitus sehr verschieden sind, eine Reihe von Beobachtungen gemacht inbezug auf die Zahl und Grösse ihrer Spaltöffnungen. Die Ergebnisse sind kurz wie folgt.

Unter den von Verff. untersuchten 123 Pflanzenarten befinden sich nur bei 20% die Spaltöffnungen an der Blattoberseite, welche fast alle die Bewohner des nassen Bodens oder der Geröllen am hohen Gebirge sind. Die Pflanzen von grosser Spaltoffnungfrequenz (d.h. diejenigen mit grosser Zahl von Spaltöffnungen per Einheit Blattfläche) sind meistens Bäume oder Sträucher, deren Spaltöffnungen im allgemeinen klein sind, während diejenigen von der kleinen Spaltöffnungfrequenz die Schattenpflanzen im nassem Lande sind, unter denen die Kräuter durch die beträchtliche Grösse ihrer Spaltöffnungen ausgezeichnet sind.

Bei den Orchidaceen und Liliaceen sind im allgemeinen die Spaltöffnungen in ihrer Frequenz klein, aber in ihrer Grösse beträchtlich; dies Verhältnis ist bei den Aceraceen, Ericaceen, Anacardiaceen und Rosaceen gerade umgekehrt. Hinzuzufügen ist, dass bei den obengenannten Familien mit grossen Spaltöffnungen der osmotische Wert hoch ist, während bei den obengenannten mit kleinen Spaltöffnungen er niedrig ist.

Obgleich die Zahl und Grösse nach den Pflanzen höchst verschieden sein mögen, stimmen sie unter den zu derselben Familie gehörenden Arten zueinander ziemlich überein. Nach der Ansicht von Verff. sind sie im allgemeinen eine von den äusseren

Faktoren unabhängigen Merkmal (Organisationsmerkmal) aufzufassen, wenn bisweilen sie dadurch mehr oder minder beeinflusst werden können (Anpassungsmerkmal).

Zum Ende dieses Aufsatzes ist eine Tabelle hinzugefügt, welche voll 3 Seiten einnimmt. Darin sind die Frequenz und Grösse der Spaltöffnungen in den Blättern aller von den Verff. untersuchten Pflanzenarten gezeigt.

93. Osmundaceae of Formosa. (With Japanese résumé). Motozi TAGAWA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 692–703).

The genus *Osmunda* is generally divided into three sections, viz. Euosmunda, Osmundastrum and Planasium. The author thinks that each of these three sections is well characterized and consequently it is appropriate to treat them as three independent genera. The classification of the family Osmundaceae is as follows according to the author:

Subfam. I. Osmundoideae containing the genera *Osmunda, Osmundastrum,* and *Planasium.*

Subfam. II. Todoideae containing *Todea* and *Leptopteris.*

The Formosan species of the Osmundoideae are *Osmunda japonica* THUNB., *Osmundastrum cinnamomeum* (L.) PR. var. *fokiense* (COP.) TAGAWA, comb. nov., *O. Claytonianum* (L.) TAGAWA, comb. nov. var. *vestitum* (WALL.) TAGAWA comb. nov., *Planasium banksiaefolium* (PR.). No species of *Todea* and *Leptopteris* are found in Formosa.

94. Studies on Formosan ferns 4-5. (With Japanese résumé). Motozi TAGAWA. (Act. Phytotax. et Geobot. **10**, 1941, 193–208, 275–289).

The following are new species: *Microlepis taiwaniana* and *Grammitis nuda.*

95. Conceptacle development of two species of *Sargassum* of the subgenus *Micracantha.* Masato TAHARA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **16**, 1941, 407–411, 2 text-figs.).

According to the investigation of the author, among six subgenera of the genus *Sargassum* the species belonging to the subgenus Bactrophycus are characterized in respect to their conceptacle development by the fact, that the so-called tongue-cell becomes detached from the conceptacle and transferred to the ostiole to close up its opening (cf. this JOURNAL **11**, (73), 248). Also the fact was announced somewhat later by the author that no such process takes place in the species belonging to three other subgenera, Phyllotricha, Schizophycus and Eusargassum (cf. this JOURNAL **11**, (118), No. 398). In the present paper the results of the author's investigations on two species of the remaining subgenus Micracantha, viz. *Sargassum micracanthum* (KÜTZ.) YENDO and *S. nigrifolium* YENDO are dealt with. It was observed here that the tongue-cell detached from the conceptacle is transferred to the ostiole to close up its opening, just as in the subgenus Bactrophycus, but here the tongue-cell, instead of detaching from the conceptacle in early stage as in the latter, remains attached to its wall till much more advanced stage of the conceptacle development, and then first it is dislocated.

96. On some later stages of the embryogeny of *Coccophora Langsdorfii.* Masato TAHARA. (Sc. Rpts. Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **16**, 1941, 427–430, 2 text-figs.).

The author's summary of the present paper is as follows:

In a late stage of the embryonal development of *Coccophora Langsdorfii* the

cryptostoma is produced endogenously at a point on lateral side of the embryo, about midway of its whole length. The hairs in this cryptostoma degenerate soon, and one of the basal cells of the hairs grows larger and later becomes the apical cell of the main axis of the plant.

97. On the structure of the conceptacle of *Sargassum* and of *Coccophora*. Masato TAHARA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **16**, 1941, 435–439, 1 pl. microphoto.).

In the female (not male) conceptacle of *Sargassum Horneri* there is the disk-shaped stopper consisting of gelatinous substance, into which the distal ends of the paraphyses are embedded. In *Sargassum tortile, fusiforme, Ringgoldianum, Thunbergii, enerve* and *hemiphyllum* an irregular-shaped stopper consisting of gelationous mass is found in the ostiole of the female conceptacle, but no close connection between it and the paraphyses does exist, inasmuch as the latter are detached from the former owing to the shrinkage of gelationous mass.

Seven species above cited belong to the subgenus Bactrophycus. Respecting the subgenus Schizophycus of lower organization the stopper is not present at all, for instance, in *S. patens*. In *S. micracanthum* (subgenus Micracantha) there are two kinds of the conceptacle. In some ones the structure of the stopper is just the same as in the subgenus Bactrophycus, but in that of others the paraphyses protrude out extensively through the ostiole, resembling *Cystophyllum sisymbrioides* in this respect. In *Coccophora Langsdorfii* no stopper is present.

98. Studies on the plasmolysis form. Noboru TAKAMINE. (Cyt. **11**, 1941, 527–590, 22 text-figs. and 43 tables).

The present paper is the continuation of the author's first one published some time ago (cf. this JOURNAL **11**, (74), No. 250).

In the plasmolytic studies described in this paper the author has used among others as the material of researches the bulb-cells of *Allium cepa*. Some of them were taken directly from the field at the time of experiment (class A, most healthy), others were harvested in the previous autumn, and either stored in a cellar and then preserved in saw dust (class B, quasi healthy) or left without any special precaution (class C, unhealthy). The subepidermal cells were subjected to the plasmolysis by KCl, $CaCl_2$ or saccharose solution, and very often 0.5 mol KCl solution was employed. This experiment has shown that the materials of the class A behave quite normally (concave→convex plasmolysis), whilst those of class C are apt to show the tonoplast plasmolysis; those of class B behave in the intermediate way between the above two. The reason, why the tonoplast plasmolysis will occur is, according to the author's view, due to the fact that the intrability of cytoplasm increases and the semi-permeability of the tonoplast remains unchanged; the increase of adhesion of cytoplasm to the cell-membrane on account of drying may also contribute to the occurrence of this plasmolysis form.

The cap plasmolysis takes place also, and the three ways of their occurrence are explained.

The results which ensue after the immersion of materials in water or their drying previous to plasmolysis treatment are noticed. In the case of class A materials (most healthy) nothing special will be observed by immersing them in water, but in class C materials (non-healthy) quite a remarkable fact is seen: though, as above stated, the tonoplast plasmolysis is very frequent in the KCl solution, no such plas-

molysis takes place by previous immersion in water, and besides the number of concave plasmolysis increases.

By drying *Allium cepa* and *Helodia densa* (water-plant) previous to the plasmolysis treatment the plasmolytic separation becomes difficult, and the occurrence of tonoplast plasmolysis is facilitated, though by subsequent immersion in water it may be avoided.

In *Rhoeo discolor* (epidermal cell) it is very remarkable that both the immersion in water and the drying lead just to the reverse effect as seen in *Allium cepa*; the reason is not yet quite clear.

The subepidermal cells of the ligule or auricle of rice were plasmolyzed with 0.5% KCl solution. It was observed that paddy rice tends to show concave, and upland rice convex plasmolysis. In dry soil the concave plasmolysis increases, the plasmolytic separation being difficult. Just the same relation as in rice above indicated is observed in flax in dry soil, and by sufficient supply of water the normal plasmolysis takes place. In flax it is quite remarkable that the strain resistant to wilt disease (*Fusarium lini*) shows the tendency towards convex plasmolysis in comparison to several susceptible strains (experiment in 0.5% saccharose solution).

Among the wheat strains, the one-grain group was observed to show the tendency towards convex plasmolysis, and the Vulgare group towards the concave form. The Emmer-group lies in this respect between the above two.

99. The relation between polyploidy and the size of stoma 1. On the plants of the subgenus Lapathum. (Japanese with English résumé). Yô TAKENAKA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 319–323).

According to the author's studies there is a certain numerical relation between the chromosome number and the length of the guard-cell of stomata. Thus, for instance, in *Rumex alpinus, conglomeratus* and *flexuosa* with n=10, the length of the guard-cell of stomata is in average 5–7 units (1 unit=1/150 mm), in *R. maritimus* with n=20, the guard-cell length measures 8.1 units. Further, in *R. crispus* and *orientalis* with n=30, the guard-cell length is 8.6 units. *R. hydrolapathium* with n=100, the guard-cell length is 9.2 units. In this connection *R. cordifolius* and *domesticus* do not conform to this regularity, inasmuch as here n=40, and yet the guard-cell length is 7.8 units.

100. Studies on the vegetation of a salt marsh. (Japanese). Manabu TANAKA. (Ecol. Rev. **7**, 1941, 205–219, 12 text-figs.).

The present paper refers to a salt marsh found in the sea border of Nobiru, North-Eastern Japan. The salt marsh which becomes dry at low tide is wholly covered by sea water at high tide, except several high sand-dunes which protrude out on the water surface. In them various plant associations are seen. The difference of these associations is due to their respective height over the water surface at high tide. Let us follow the order of the appearance of the vegetation in such islets. First of all, strong halophytes appear, though sparingly, on the low concave part, in which gradually sand and mud become accumulated to give rise to sand-dunes or islets, protruding out over the water surface at high tide. Their surface becomes dry, owing to wind, and then various plant associations take origin. Their transition is as follows:

Triglochin maritimum→*Limonium japonicum*.

Zoysia macrostachya→*Rosa rugosa*, *Imperata cylindrica*, *Miscanthus sinensis*.

Triglochin maritimum association→*Limonium japonicum*→*Zoysia macrostachya* association < *Rosa rugosa* / *Imperata cylindrica*→*Miscanthus sinensis*→*Pinus Thunbergii.*

101. Ueber die Chromosomen der Lebermoose von Japan. Seizi TATUNO. (Proc. Imp. Acad. **17**, 1941, 396–399).

Die n-Chromosomenzahl und Chromosomenformel von 101 Arten und 2 Varietäten von japanischen Lebermoosen sind in einer umfangreichen Tabelle dargestellt. Die Geschlechtschromosomen sind besonders gezeigt, wenn sie überhaupt vorhanden sind. (Vgl. dieses JOURNAL **11**, (158), Nr. 525).

102. Orchidaceae novae micronesiaceae (V). (With Japanese résumé). Takasi TUYAMA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 505–523, 4 text-figs.).

Coelogyne palawensis. Robiquetia trukensis, Dendrobium Okabeanum, Didymoplexis trukensis, Phreatia kusaniensis, Bulbophyllum Fukuyamae are all new species which are provided with diagnoses.

103. Notes on genus *Gastrodia* of Southern Asia. Species dubiae novae ab HAYATA collecti in Thai (Siam). (With Japanese résumé). Takasi TUYAMA. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1941, 579–586, 3 text-figs.).

Gastrodia taiensis TUYAMA, sp. nov. and *G. Hayatae* TUYAMA, sp. nov.

Three following species of *Gastrodia* are from Taiwan: *G. elata* BLUME, f. *piliforme* TUYAMA, nov. form., *G. Stapfii* HAYATA, *G. dioscoreirhiza* HAYATA.

104. Leaf blotch of *Sesamum*. (Japanese with English résumé). Kikuji WATANABE. (Ann. Phytopath. Soc. Japan, **11**, 1941, 57–65, 2 text-figs.).

The leaf blotch of *Sesamum indicum* which affects seedlings, leaves, petioles, stems and pods is caused by *Helminthosporium sesamum* SACC. Conidiophores measure 150.0–337.5×5.0–10.0 μ and are septate; conidia 27.5–267.5×5.0–17.5 μ, curved or straight. The fungus may be cultivated on various nutrient media. Inoculation experiments of the seasamum with the fungus have given positive results. Wound of host plant is not necessary for the infection.

Optimum temperature for growth 27–30°C, maximum ±37°, minimum under 12°. Optimum pH 6.2, the fungus is able to live in the solution pH 4.0–7.0.

The pathogenes are often carried by seeds.

105. Studies on the fossil woods from the Tertiary of Japan I. Fossil woods from the River Mabeti, Anatai Village, Ninohe District, Iwate Prefecture. Shunji WATARI. (Jap. Jour. Bot. **11**, 1941, 385–416, 3 text-figs. and 3 photos.).

106. Studies on the fossil woods from the Tertiary of Japan II. Fossil woods from the River Nesori, Namituti Village, and the River Hiranuka, Kozuya Village, Ninohe District, Iwate Prefecture. Shunji WATARI. (Jap. Jour. Bot. **11**, 1941, 417–438, 5 text-figs, and 3 photos.).

107. Isolierung der a-Komponente des Cytochroms und ihre Eigenschaften. Eijiro YAKUSHIJI und Kazuo OKUNUKI. (Proc. Imp. Acad. **17**, 1941, 38–40, 2 Textfig.)

Die Verfasser extrahierten aus dem Rinderherzmuskelbrei mit 2%iger Na-Cholatlösung das Cytochrom a und haben diese Komponente durch fraktionierte Fällung mit Ammoniumsulfat gereinigt. Das oxydierte Cytochrom a zeigt eine Bande bei

600 mμ. Seine konzentrierte Lösung zeigt weiter eine schmale Bande bei 660 mμ und eine breite, aber schwache Bande mit dem Absorptionsmaximum um etwa 550 mμ. Das mit Hydrosulfit reduzierte Cytochrom a zeigt bei 605 mμ eine charakteristische Bande. Dabei verschwinden die Banden bei 660 mμ und 550 mμ, während eine neue schwache Bande bei 513 mμ erscheint. Beim Zusatz von Pyridin verschiebt sich die Bande bei 605 mμ sofort nach 585 mμ. Die Hauptabsorption des oxydierten Cytochroms a liegt bei 420 mμ und die des reduzierten Cytochroms a bei 440 mμ. Das mit Palladium und Wasserstoff reduzierte Cytochrom c wird durch Zusatz von oxydiertem Cytochrom a teilweise oxydiert. Verff.

108. On the species of the genus *Halimeda* In South Sea Islands. (Japanese). Yukio YAMADA. (Sc. S. S. Islds. **4**, 1941, 103–121, 15 text-figs.).

The following species of the genus *Halimeda* growing in the Islands Palao, Truk, Ponape, Kusai, Jaluit (South Sea Islands) are described and illustrated.

Halimeda macroloba, DECAISNE, *H. cuneata* HERING f. *typica* BARTON, f. *digitata* BARTON, f. *undulata* BARTON, *H. macrophysa* ASKENASY, f. *typica* BARTON, f. *cordata* BARTON, f. *triloba* BARTON, f. *elongata* BARTON, f. *Renschrii* BARTON, *H. gracilis* HARVEY, *H. incrassata* LAMOUROUX f. *typica* BARTON, f. *monitis* BARTON, f. *Lamourouxii* BARTON, f. *distorta* BARTON, *H. micronesica* YAMADA sp. nov.

109. Einfluss der Schwerkraft auf den Wuchsstofftransport in Stengel von *Solanum tuberosum*. (M. japan. Zfg.). Tosio YAMAKI, (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 462–476, 6 Textfig. u. 4 Tab.).

Die kurze Zusammenfassung des vorliegenden Aufsatzes, hauptsächlich nach den eigenen Worten des Verfs. steht wie folgt.

Im Kartoffelstengel wurde das Vorhandensein von zwei Arten Wuchsstoffen nachgewiesen, nämlich, der aktive Wuchsstoff und die wachstumhemmende Wuchsstoffvorstufe. Der erstere weist eine starke basipetale Polarität auf, die bei invers gehaltenen Stengel im Laufe der Zeit immer unmerklich wird, insofern als die Polarität und die Schwerkraft in ihrer Richtung entgegengesetzt sind und somit gegen einander wirken. Weiter, es wurde bewiesen, dass die Wuchsstoffvorstufe durch die Potentialdifferenz nach dem positiv geladenen Teil des Stengels wandert und sich dort anhäuft.

110. A black brown sooty mould of citrus trees (1)–(2). (Japanese with English résumé). Wataro YAMAMOTO. (Jour. Soc. Trop. Agric. Japan **13**, 1941, 119–125, 213–221).

A blackish brown sooty mould which is common in Formosa is distinguished by its occurrence on the leaves, fruits and shoots of citrus trees associated with scale insects or the larvae of white flies. It may be identified to *Limacina spinigera* on *Sterculia populea*, which the author prefers to transfer to the genus *Chaetothyrium* and calls *C. spinigera* (v. HÖHNEL) YAMAMOTO comb. nov. It was ascertained that the present fungus occurs on 36 species belonging to 16 plant families, and the insects associated with the fungus include 21 species belonging to the families Aphiididae, Coccidae and Aleyrodidae.

111. Materials for a flora of the South-Eastern Asia. IV. Notes on the menispermaceous plants from the Central and Southern China. (With Japanese résumé). Yoshimatsu YAMAMOTO. (Jour. Soc. Trop. Agric. **13**, 1941, 40–53, 1 text-fig.-group).

The species belonging to the following genera are enumerated: *Fibraurea* (1 sp.), *Tinospora* (1), *Hypserpa* (3), *Pericampylus* (2), *Diploclisia* (1), *Cocculus* (1),

Pachygone (1), *Sinomenium* (1), *Menispermum* (1), *Stephania* (6), *Cyclea* (1, incl. *C. Migoana* YAMAMOTOI sp. nov.).

112. Diploid bud formation in a haploid *Oryza* with some remarks in the behaviour of nucleus in mitosis. Kono YASUI. (Cyt. **11**, 1941, 515-525, 19 text-figs.).

Studies were made in a fertile diplo-sporophyte of *Oryza sativa* which has been derived from a haploid sporophyte owing to bud variation and separated from it. The chromosome number in root-tip cells was 24 and 12 respectively. A number of culms have appeared from adventitious roots of the diplo-sporophyte above indicated, and it was observed that the cells composing them were exclusively either haploid or diploid, though sometimes the sectional chimera of both was met with. The ratio of cell-volume of diploid and haploid cells is 1.26:1, i.e. the former are nearly twice as large as the latter. Further, it was observed that the 2x-sporophyte in propagating overwhelms the haploid one when in the sprouting period the culm is overheated.

Cytologically it was seen that in the early stage of mitosis all chromosomes are attached to the nucleolus with their ends as in other species of plants, or with other special points, and it was concluded that the nucleolus is probably connected with the formation of all these chromosomes.

113. On the extrusion of 'nuclear granules' and their reversible swelling in plant cells, with special relation to the vacuole formation in the cytoplasm. Kono YASUI. (Cyt. **12**, 1941, 83-95, 16 text-figs.).

The extrusion of the so-called nuclear granules which resemble externally the nucleoli, has hitherto been observed by some authors in animal cells, but the observation of similar phenomenon in plant cells has been announced for the first time in this paper. Besides the present observations were executed on living cells, whilst all observations on animal cells above cited were done on fixed materials.

The materials of observations in the present paper refer to epidermal cells of young anthers and of young stamen-hairs as well as young pollen grains of *Tradescantia canaliculata*. The nuclear-bodies, so-called nuclear granules are present in the resting nucleus or those in prophase in healthy state. Each granule consists of a central grain and its outer part. The latter swells enormously by the absorption of water. When the granules come near to the inner surface of the nucleus and the swelling becomes intense, the surface membrane of the nucleus is broken out, and the grain protrudes out from the nucleus. Such excluded nuclear granule, by absorbing water in the cytoplasm, develops into the vacuole, but often it enlarges in the older vacuole and replaces it. All such vacuoles are called n-vacuoles.

It may be remarked that the process above described is not at all a pathological phenomenon. The well-known GOLGI's apparatus in animal cells might, as the writer remarks, have a certain relationship to nuclear granules or n-vacuoles.

114. Studies on the thermal algae of Hokkaidô (4)-(5). (Japanese with English résumé). Yûiti YONEDA. (Act. Phytotax. et Geobot. **10**, 1941, 159-171, 6 text-figs.; 229-253, 2 text-figs.).

I. Several hot springs in the province of Nemuro at the eastern end of Hokkaidô were studied in respect to their algal flora. For each of the hot springs studied by the author the temperature and the pH are given. The algae found by him are 2 Cyanophyceae, 8 Bacillariophyceae and 2 Chlorophyceae. *Lyngbya nemuroensis* is a new species.

II. The algal flora of thermal springs in the province of Ôsumi Peninsula, south-eastern part of Hokkaidô, was studied. The algae were observed to belong to Cyanophyceae (36 sp.), Chlorophyceae (1), and Bacillariophyceae (7).

115. Some of the physical and chemical differences found in the outer and inner halves of a leaf-blade in relation to rice blast. (Japanese). Hazime YOSHII. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **9**, 1939, 94-96, 1 text-fig.).

When a leaf-blade of rice plant is dried, it winds up itself, and then its one half is rolled inwardly, and another outwardly. The author has counted from each half the number of disease spots of the blade in rice invaded by blast *Piricularia oryzae*, and he found that the disease spots are more numerous in the half rolled inwardly than in another rolled outwardly. The puncture experiment with JOLLY's spring balance has shown that in the former the resistance against the puncture is greater than in the latter, showing that the former is more tenacious than the latter. Further observations have indicated that the half which rolls up outwardly is richer in silica than the other half.

116. Studies on the nature of rice blast resistance IV. Relation between varietal resistance to rice blast and some physical and chemical properties of the leaf-blade. (Japanese with English résumé). Hazime YOSHII. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1941, 81-88).

The culture experiments were done to study whether the resistance of rice plant against *Piricularia oryzae* is influenced by the excess of nitrogenous nutrient. For the water culture of rice plant the KASUGAI's solution was used with thrice the normal quantity of nitrogen component. Inoculation of rice plants by *Piricularia oryzae* was made, and also the observations of naturally infected plants were done. It was ascertained that the blast resistance is not at all affected by the above procedure.

117. Studies in the cytology of Pteridophyta XXII. The cytological study of *Selaginella uncinata*. (With English résumé). Akira YUASA. (Bot. Mag. Tôkyô **55**, 1941, 324–330, 17 text-figs.).

In *Selaginella uncinata* the resting nucleus contains 1–3 plasmosomes with the chromosomes in their interior. The reticulum of the resting nucleus contains a small quantity of chromatin substance, yet in prophase by receiving the chromonemata from the karyosome, the reticulum develops into the chromatin thread and the chromosomes. At telophase the chromosomes give up the chromonemata into the plasmosome.

The karyotype in this species is $2n=2L+6M+8S$ (L=long, M=median, S=short).

Abstracts Nos. 118-235

(Referring mostly to the principal papers on Botany and allied subjects which have appeared in Japan during January-June 1942)

118. On the hormone treatment of sweet potato (Preliminary note). (Japanese). Yosiyasu DAIGO. (Proc. Crop Sc. Soc Japan **13**, 1942, 271–274).

Young shoots of sweet potato (Kagosima strain) were placed in the heteroauxine and naphthalen acetate solution in the concentrations 5×10^{-4}, 125×10^{-4} and $625 \times^{-4}$ respectively during 24 hours. The effects of such treatment were as follows:

Sweet potato treated in the above way is distinguished by the increase of its tuber number as well as harvest, and the heteroauxine 125×10^{-4} solution and the naphthalen acetate solution 25×10^{-4} have given the best results when the shoots are left there 2 days.

Shoots treated as above are generally richer in sugar than the control.

119. On the hormone treatment of lowland rice. (Preliminary note). (Japanese). Yosiyasu DAIGO. (Proc. Crop Sc. Sc. Soc. Japan **13**, 1942, 275–278, 1 text-fig.).

Seeds of a strain of lowland rice were immersed in the heteroauxine and naphthalen acetate solution of the concentration 5×10^{-4}, 25×10^{-4}, and 625×10^{-4} during 24, 48 and 72 hours, and the effects of such treatment after the germination were studied.

When the concentration of the hormone solution is low, the germination and the growth after it are more or less promoted, but when that of naphthalen acetate is greater than 125×10^{-4} they are more or less inhibited.

The height of rice plants treated in the above ways is generally greater than that of the control, when the concentration of the solution is low; besides, the shooting seems to be more or less accelerated.

By hormone treatment the harvest is considerably augmented in the case of heteroauxine in the concentration 25×10^{-4} (3 days immersion) and in that of naphthalen acetate 125×10^{-4} (2 days immersion).

120. Bacteria and algae from the Narugo thermel springs. (Japanese with English résumé). Yoshikadzu EMOTO and Hiroyuki HIROSE. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 25–42, 12 text-fig. groups).

The Narugo thermal springs in N-W Miyagi Prefecture consist of almost 30 spring sources. The authors have discovered there 6 species of bacteria, 15 species, 5 varieties and 2 forms of Cyanophyceae, and 2 species and 1 variety of Chlorophyceae. Among them *Phormidium tenue* (MENEGH), GOM. f. *non-constrictum* and *Symploca thermalis* (KÜTZ.) GOM. f. *longiarticulata* are new forms. *Gloetheca rupestris* (LYNGB.) BORN., *Stigonema tomentosum* (KÜTZ.) HIERON., *Scytonema caldarium* AG., *Phormidium valdariorum* (DELP.) GOM. var. *tenuis* WORONIN, *Symploca muscorum* (AG.) GOM. var. *calderiorum* LEMM., and *Oocystis solitaria* WITTROCK var. *elongata* PRINTZ. are the species and varieties newly added to the Japanese thermal flora.

121. Studies on the thermal flora of Japan XVI. Bacteria and algae of the Onikobe thermal springs. (Japanese with English résumé). Yoshikazu EMOTO and Hiroyuki HIROSE. (Bot. Mag. Tôkyô, **56**, 1942, 120–136, 13 text-fig.-groups).

The spring of Onikobe, almost 10 km apart from the Narugo thermal spring cited in No. 120 consists of more than 30 sources of thermal water. The following 47 plants were observed: 2 genera and 4 species of bacteria (incl. Schwefelrasen), 21 genera,

29 species and 5 varieties and 1 form of Cyanophyceae, 1 genus and 1 species of Heterocontae, 2 genera and 2 species of Chlophyceae, 2 genera and 4 species of Conjugate, besides some Cyanophyceae and Conjugate not yet identified. *Mastigocladus laminosus* was most frequently met with.

10 species and 1 variety of Cyanophyceae, 1 species of Heterocontae, 2 species of Chlorophyceae, and 4 species of Conjugatae were newly added to the thermal flora of Japan.

122. Bacteria and algae of hot springs in Toyama Prefecture. (Japanese with English résumé). Yoshikadzu EMOTO and Yûiti YONEDA. (Act. Phytotax. et Geob. 11, 1942, 7–26, 4 text-fig.-groups and 1 table).

In the hot springs of the Toyama Prefecture the temperature was found to lie between 20–79°C, and pH between 1.0–8.4, though under pH 1.0–2.9 bacteria only were seen. The authors have observed in all 51 microorganisms, incl. 4 bacteria, 38 Cyanophyceae, 2 Chlorophyceae, 3 Conjugatae and 4 Bacillariophyceae. Most important representatives were *Synechococcus elongatus* var. *amphigranulatus*, *Mastigocladus laminosus* and *Phormidium laminosum*.

123. Physiologische Untersuchungen über die Veränderung der Membranstoffe an den höheren Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Verholzung IV. Veränderung der Membranstoffe und der Veränderungsgrade der Pflanzen in verschiedenen Perioden ihrer Entwicklung. (Japrnisch m. deutsch. Zfg.). Teru FUJITA. (Bult. Sc. Fak. Terk., Kyûsyû Imp. Univ. **9**, 1942, 472–492, 8 Tabellen).—Ibid. V. Einfluss der Lufttemperatur auf den Membranstoffgehalt und den Verholzungsgrad der Pflanzen. (Japanisch mit deutsch. Zfg.) (Von demselben Verf.) Ibid 512–525, 4 Tabellen).

1. Es ist noch nicht genügend bekannt, wie sich der Gehalt verschiedener Membranstoffe, die sich an der Verhärtung der höheren Pflanzen beteiligen, sich während ihrer Entwicklung verändert und in welcher Weise die Verholzung der Zellmembranen stattfindet.

Mittels seinen eigentümlichen Analysenmethoden (vgl. diesen JOURNAL **8**, (40), 156) versucht der Verf. diese Frage zu lösen. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind kurz wie folgt.

Als das Versuchsmaterial dienten dem Verf, die Stengeln, Wurzeln und Blätter von *Helianthus annuus* sowie *Amaranthus sinanoensis* f. *viridis*. Bei drei obengenannten Organen sind die Tendenzen der Veränderung während ihrer Entwicklung fast gleichartig. Nämlich bei der Zellmembran aller drei Arten Organen nimmt zuerst der Gehalt der Pektinstoffe allmählich ab, während umgekehrt der Gehalt der Hemizellulose, Zellulose, Lignin und Gesamtmembranstoffe zunehmen, und zwar ist diese Veränderung beträchtlicher bei den Stengeln als bei den Wurzeln und Blättern und besonders ist die Zunahme des Lignins in den Stengeln nach der Blühzeit sehr bedeutend. Weiter wurde es bemerkt, dass alle Werte des Verhärtungsindexes, der Frischsubstanz, Trockensubstanz und Zellmembran allmählich während der Entwicklung steigen in den Stengeln, Wurzeln und Blättern, und sehr ansehnlich an den ersteren.

2. Die Experimente über den Temperatureinfluss wurde an der Topfkultur der aus den Samen gezogenen Keimpflanzen von *Vicia Faba* im Gewächshaus ausgeführt. Die Temperatur wurde zwischen 9.9°C und 67° kontrolliert und die Zeitdauer des Aussetzens zu solchen Temperaturen betrug etwas mehr als zwei Wochen.

Es wurde durch diese Experimente ermittelt, dass die Pektinstoffe bei der niederen Temperatur grösser ist als bei der höheren, während Zellulose, Lignin und Gesamtmembranstoffe grösser bei der höheren als bei der niederen waren. Auch die Verhärtungsindexes, Frischsubstanz, Trockensubstanz und Zellulose waren bei der höheren grösser als bei der niederen (vgl. diesen JOURNAL **11**, (86), 284 u. (85) (87) (285).

124. Zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich. Tetsuo FUJITA. (Jap. Jour. Bot. **12**, 1942, 1–56, 57, Textfiguren).

125. On the intergeneric hybrid between *Brassica carinata* BRAUN and *Raphanus sativus* L. (Japanese). Eiji FUKUSHIMA. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 202–203).

The author has got three hybrid individuals of *Brassica carinata*×*Raphanus sativus*. The characters of these hybrids are described in detail in comparison with those of either parent. *Brassica carinata* (n=17), *Raphanus sativus* (n=9), F_1(2n=26) (root-tip cells). In the reduction division of PMC 0–4 bivalents were seen. Univalents were also observed; they split longitudinally, partly in the first and partly in the second division. As to pollen generally polyads or sometimes diads are formed.

Sterile pollen grains are abundantly produced, and consequently the F_1 plants are highly sterile.

The genom of *Brassica carinata* is denoted by bbcc, and that of *Raphanus sativus* by RR, so that that of F_1 is bcR.

126. On the effect of copper sulphate upon the susceptibility of the rice plant to the *Helminthosporium* disease. (Japanese with English résumé). Shigeru FUKUSHIMA. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1942, 162–171, 10 tables).

The first series of the author's experiments concerning the effect of copper sulphate on the susceptibility of the rice plant towards *Ophiobolus Miyabeanus*, the causal fungus of the *Helminthosporium* disease, consists in adding to the culture solution 1/500,000–1/1,000,000 mol. copper sulphate. It was observed that this susceptibility decreases parallel to the quantity of copper sulphate added. In the second series of experiments seedlings were grown in soil, to which copper sulphate was added, and it was observed here that the disease spots are less numerous than in the control.

Furthermore, it was seen that the growth of *Ophiobolus Miyabeanus*, the causal fungus, was less vigorous in the decoction of soil with copper sulphate than in that without it.

127. Geographical distribution of trilliaceaous plants in relation to polyploidy. (Japanese). Tutomu HAGA. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 168–171, 3 tables).

Hitherto instances were known, that the normal and polyploid individuals of one and the same species are differently distributed. A few examples will be cited below concerning the author's studies on various species of *Trillium* in this respect. The diploid species *T. kamtschaticum* (2n=10) is distributed in extreme northern region, whilst the tetraploid species *T. Tschonoskii* as well as *T. Smallii* (2n=20) are distributed in southern region. Further, *T. Hagae* (3x) (=*T. Tschoonoskii* (4x) ×*T. kamtschaticum* (2x) and *T. amabile* (6x) (2×*T. Smallii* (4x) ×*T. kamtschaticum* (2x) are found in places where both plant species are growing together, etc., etc.

128. Genetical studies on the wild rice in Formosa. (Japanese). Shiroku HARA. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 183–184.)

A wild species of *Oryza sativa* firstly discovered 1929 in Formosa in a pond less deep than 1/3 m was found by later observations to contain n=12, 2n=24. It is called *Oryza formosana*. The author has made on it some hybridizations and determined certain factors.

The form of this wild rice resembles very much that of *O. sativa* var. *fatua* studied by Mitra GANGULI (1928).

129. Einige Untersuchungen als Grundlage der Hopfenzüchtung. (Japanisch). Norisige HAMAGUTI. (Biol. Arb. Dainippon Bierbr. **1**, 1942, 29–42, 7 Textabb. u. 11 Tab.).

Der Hopfen (*Humulus Lupulus*) ist getrenntgeschlechtig und der Verf. hat die Versuche gemacht, um das Geschlecht des Stockes schon in seinem jungen Zustand zu bestimmen, und zwar nach dem bekannten YAMASAKIs Verfahren. Er hat nämlich die Pflanzen mit chlorsaurem Kalium (0,05–0,1%) behandelt und es wurde beobachtet, dass die weiblichen Stöcke homozygotisch $2(8+X_1+X_2)$ viel empfindlicher gegen das Gift als die männlichen heterozygotischen $8+X_1+X_2.8+Y_1+Y_2$.

Inbezug auf die Reihenfolge der Blütenöffnenvorganges in ♀ Pflanzen fängt er an der 16.–17. Knoten an und schreitet beide akro- und basipetal fort, wenn vom 3. Tage an die akropetale Weise prävaliert. Die Blütenstände unter 8. Knoten sind als Handelsgegenstand wertlos. Bei kleinen Seitenzweigen geht das Blütenöffnen nur basipetal.

Die männlichen Blüten öffnen sich jeder Tag vorzugsweise zwischne 6–8 Uhr Vormittag, z.B. hat der Verf. an einem männlichen Blütenstand, dass 62,46% der ganzen Blütenzahl zu dieser Zeit sich geöffnet hat.

Der Verf. hat die jungen Knospen der Keimpflanzen mit β-Indolessigsäure (10,0–0,5%) 10 Stunden lang behandelt und ihre Wasserkultur ausgeführt. Dabei hat der Verf. eine reichliche Bildung von Wurzeln an diesen Stecklingen beobachtet.

Die Vergleichung der schon befruchteten und noch nicht befruchteten weiblichen Blütenstände hat gezeigt, dass 1. bei der ersteren die Reife tritt viel schneller ein als bei den letzteren, 2. die Zentralachse sowie die Hochblätter (innere und äussere) grösser bei den ersteren als bei den letzteren ist, und 3. der Wassergehalt der ersteren höher ist als derselbe der letzteren.

130. Notulae hepaticis japonicis. (II). (With Japanese résumé). Shinsuke HATTORI. (Jour. Jap. Bot. **18**, 1942, 66–77, 9 text-figs.).

This paper contains the following species: *Chiastocaulon dendroides*, (NEES.) CARL, *Plagiochila opposita* (REINWARDT., BLUME et REES) DUMORTIER, *P. fruticosa* MITTEN, *P. pulcherrima* HORIKAWA, *Radula acuminata* STEPHANI, *Colura Inuii* HORIKAWA, *Drepanolejeunea japonica* HORIKAWA, *Spruceanthus semirepandus* (NEES.) VERDOORN, *Lejeunea boninensis* HORIKAWA, *Monoselenium tenerum* GRIFFITH.

131. A revision of the Asiatic *Buxus*. Sumihiko HATUSIMA. (Jour. Dpt. Agric., Kyûshû Imp. Univ. VI. Ser. **6**, 1942, 261–342, 12 pls., 26 text-figs., 3 maps).

This is a revision of the species of the genus *Buxus* distributed in whole Asia, except Syria. The number of the species enumerated is 27, all of which are described in detail, often with illustrations.

In the first place, after the introduction, the criteria of the characters adopted in the classification, such as the branchlets, leaves, inflorescences, and also the geographical distribution are stated.

The genus *Buxus* is divided into two sections, viz. Eugeniobuxus HATUSIMA sec. nov. and Eubuxus (BAILLON) HATUSIMA emend.

The section Eugeniobuxus contains 6 species, among which *E. Holttuniana* (Malay Pen.) is a new species and 1 (Phillipine) remains unidentified on account of poor materials.

The section Eubuxus contains 20 species, *B. austro-yunnanensis*, a new species from Southern Yunnan, *B. liukiuensis* MAKINO var. *longipedicellata*, a new variety from Formosa, *B. hebecarpa*, a new species from Szech'uan in China, *B. rugulosa*, a new species from Yunnan, B. *intermedia*, a new species from Yunnan, *B. ichagensis* from Hupeh in China are contained.

To the end of the paper the literature and index are appended.

132. Vegetation of Hainan Islands. (Japanese). Shin-ichi HIBINO and Ryo KIKKAWA. (Bull. of the office of Foreign Matters of the Formosan Government No. **56**, 1942, 17–54, lo pls. and 4 graphs).

A scientific expedition to the Hainan Islands (China) was executed by the staff of the University of Taihoku in Formosa. The first party which was concerned in biology and composed of 11 members (botanists, zoologists, entomologists, horticulturists) under the guidance of Prof. HIBINO, departed Taihoku November 14, 1940 and returned there December 23 of the same year.

In that expedition the southern half of Hainan Islands was chiefly traversed, especialy along the seashore road.

The paper named in the above title is the report of the results of this expedition relating to the botanical matter.

In this paper the authors describe at first the temperature, moisture and soil, as based on the literature study as well as their own observations and then pass to the description of botanical matter.

Among the surounding factors which will influence the phases of vegetation, light and heat are naturally most important, though besides air humidity, rainfall, intensity of sunshine, direction and strength of wind, topography must be taken into due consideration.

The authors have distinguished three regions, viz. strand, plain and mountanic regions, and in each region the following classes concerning the phases of vegetation were established:

I. Strand region incl. mobildeserta, litorideserta, marilignosa.

II. Plain region, incl. siccideserta, duriherbosa, submersiherbosa, savannah, emersiherbosa, durilignosa, secondary forest, plantations (cultivations).

III. Mountain region, incl. secondary forest, hiemilignosa, pluvilignosa.

All plants collected during this expedition are enumerated, not arranged in purely systematic way, as usually done, but ranked among the classes of phases above cited, to which they belong respectively.

Some important facts contained in the authors' summary are cited below:

In both forest and plain land the plants poor in humidity are growing generally, especially in autumn and winter, except in a few localities which are rich in humidity.

Primival forests are rare; forests consist in general of much disturbed secondary ones composed of laurilignosa, though partly they exhibit the characteristic of pluvii- and hiemilignosa.

Secondary forests are generally occupied by the laurilignosa, and when they pass to the mountain foot region, they are changed gradually into the savannah.

Plain regions are generally in the form of savannah, where in the driest part the grasses are prevalent, though here and there the groups of trees, shrubs, herbs are found scattered.

On account of dry condition the epiphytes are scarce, and also hydrophytic lichens, bryophytes, and ferns are very poorly represented.

The xeromorphic plants are abundant, though there are very few succulents with the exception of *Opuntia tuna* and *Euphorbia Tilucalli*. The xerophytes proper to the Islands are sclero-xeromorphic, and the succulents above named are the plants imported from foreign lands.

Thorny plants are abundantly met with.

Submersiherbosa, i.e. the herbs living in places where the pond water accumulates, and which are scattered here and there in the savannah plain, the authors have observed

certain remarkable plants which are at least partly not very familiar to Japanese botanists, thus, for instance, *Restio* sp. (Restionaceae), *Nepenthes mirabilis*, *Burmannia coelestris*, *Xyris* sp., *Nymphaea stellacta*, *Beeckia frutescens* (Myrtaceae), *Gnetum indicum*.

To the end of the paper 60 photographs printed in 10 plates are appended. They represent several kinds of vegetation which were observed in this expedition.

133. Studies on the weeds of flax II-III. (Japanese). Naohide HIRATSUKA. (Bot. Zool. **9**, 1941, 409–414, 3 tables).

Concerning the weight of seeds of weeds mixed up with these of flax the author has executed the determination, and also the specific names of such weeds was identified. Studies were made on flax cultivated in various parts of Hokkaidô. The weight of weeds seeds mixed up with flax seeds is naturally different in various parts, and in order to compare the weight of both kinds seeds some examples will be cited among the results of the author's extensive determination:

weeds (gr)	flax (gr)
2,169	44,425
4,782	43,693
8,284	40,410
15,211	34,037

To the following genera belong the chief weeds: *Persicaria*, *Rumex*, *Lynchnis*, *Spergula*, *Brassica*, *Camelina*, *Cuscuta*, *Lolium* and *Agropyron*.

Some fungi which are parasitic on weeds in flax field in Manchoukuo and Northern Corea are noticed.

Similar studies were made by the author on flax field in Formosa:

weeds	flax (gr)
0,039	49,559
0,236	12,924
0,641	47,018

The weeds are ascertained to belong to the following genera: *Persicaria*, *Lychnis*, *Spergula*, *Camelina*, *Lolium*, *Oryza*, *Triticum*, etc.

134. Materials for a rust-flora of Manchoukuo II. Naohide HIRATSUKA (Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. **17**, 1942, 77–81).

The rusts belonging to the following genera are enumerated: *Uredinopsis* (1 sp.). *Thekopsora* (1), *Melampsora* (1), *Coleosporium* (2), *Phragmidium* (1), *Gymnosporangium* (1), *Uromyces* (4), *Puccinia* (16).

135. Uredinales collected in Korea V. (Japanese with English résumé). Naohide HIRATUKA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 53–61).

The fungi belonging to the following genera are enumerated with their respective host plants; *Uredinopsis* (1 sp.), *Melampsoridium* (1), *Coleosporium* (2), *Gymnosporangium* (1), *Nyssopsora* (1), *Tranzschelia* (1), *Uromyces* (4), *Puccinia* (24), *Aecidium*, *Uredo* (1).

In additional notes the host plants on *Uromyces* (1), *Puccinia* (4), *Gymnosporangium* (2), *Cronartium* (1), *Coleosporium* (2) are enumerated.

136. Studien über die künstliche Polyploiden bei Waldbäumen. (Japanisch). Isao HIRAYOSHI. (Bot. Zoöl. **10**, 1941, 54–56).

Der Verf. hat die Versuche über die künstliche Polyploidmachung gewisser Waldbäumen auszuführen begonnen, und zwar mittels der Methode der Colchizinbehandlung

(0,1–0,2% Lösung). Das beste äussere Zeichen der Polyploidie ist an der Grösse der Schliesszellen zu suchen, welche der der Schliesszellen der Eltern weit übertrifft. Die Stengelhöhe ist gewöhnlich niedriger bei den Polyploiden als bei den Eltern. *Cinchona*, *Aphananthe* und *Paulownia* dienten als Versuchsmaterialien.

137. Physiologische und oekologische Untersuchungen über die Atemwurzel von *Jussieua repens*. (Japanisch m. deutsch. Zfg.). Kinji HOGETSU. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 172–181, 9 Tabellen).

Der Verf. hat im J. 1939 und 1941 einige mikroanalytische Studien über die Atemwurzel von *Jussieua repens* unter verschiedene Aussenbedingungen gemacht, um die physiologischen und oekologische Bedeutung derselben kennen zu lernen.

Nach den Resultaten dieser Studien ist die im Inneren der Atemwurzel enthaltene Luft nicht immer von gleicher Zusammensetzung wie die Aussenluft. Die Atmung der Atemwurzel, welche schwächer als dieselbe der gewönlichen Wurzel ist, nimmt den Sauerstoff der Umgebung entweder mittelbar oder unmittelbar auf. Es ist ganz natürlich, dass die Sauerstoffmenge in der Atemwurzel von dem Sauerstoffdruckwechsels des umgebenden Wassers abhängig ist. Auch steht sie im engen Verhältnis zu den im Stamm und Blatt prävalierenden Bedingungen, indem bei der aktiven Assimilationstätigkeit der letzteren die Sauerstoffmenge reichlich vorhanden ist, während bei der schwacher, besonders im Schatten die Sauerstoffmenge abnimmt. Auf Grund seiner oben erwähnten Untersuchungsresultate schliesst der Verf. inbezug auf die oekologische Bedeutung der Atemwurzel, dass sie als ein Organ zum Gasaustausch sowie zur Gasreserve die Rolle spielt.

138. Nuntia ad floram japoniae XLVI. (With Japanese résumé). Masazi HONDA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 14–18).

The following plants are enumerated: *Stellaria minor* (MAKINO) HONDA comb. nov., *Patrinia kozushimensis* (HONDA) HONDA comb. nov., *Digitaria magna* (HONDA) HONDA comb. nov., *Viburnum dilatatum* THUNB. var. *angustatum* HONDA var. nov., *Solanum lyratum* THUNB. var. *Maruyamanum* HONDA var. nov., *Eccoilopsus taiwanicus*, *Microstegium Okamatoi* HONDA sp. nov., *Thalictrum microspermum* OHWI var. *sikokianum* HONDA var. nov., *Saxifraga Fortunei* HOOKER f. *rubrifolia* HONDA f. nov.

139. Notes on the Japanese species of *Daphniphyllum* (I)-(II). (With Japanese explanation). Isao HURUSAWA. (Jour. Japan. Bot. **18**, 1942, 155–163, 4 text-figs., 261 278, 10 text-figs.).

In the introduction the author recalls the studies and views of various botanists concerning *Daphniphyllum*, vix. BLUME, BAILLON, WIGHT, HALLIER, MUELLER, ROSENTHAL. The following plants are enumerated and described:

I. Sect.—Staminoidia HURUSAWA, sect. nov. *Daphniphyllum macropodum* MIQUEL var. *typica* HURUSAWA, nom. nov., var. *viridipes* NAKAI, var. *Lhuysii* NAKAI, var. *crassifolium* HURUSAWA, var. nov., var *humile* (MAXIM.) ROSENTHAL, *D. membranaceum* HAYATA. II. Sect. *Calycifera*, HURUSAWA, sec. nov., *Daphniphyllum Teijsmanni* ZOLLINGER var. *genuinum* HURUSAWA, f. *ovalifolium* HURUSAWA, f. nov., var. *Hisautii* HURUSAWA, var. nov., var. *okinawaense* HURUSAWA, var. nov., var. *iriomotensis* HURUSAWA, var. nov., var. *Oldhamii* (HEMSLEY) HURUSAWA, comb. nov., var. *pentandrum* (HAYATA) HURUSAWA, stat. nov., *D. amamiense* HURUSAWA sp. nov.

140. A new method for artificial germination of cotton pollen. Sadamasa HUTUKAITI. (Proc. Imp. Acad. **18**, 1942, 97–99, 2 text-figs.).

The difficulty of artificial germination of cotton pollen is well known, and among a great number of extensive experiments of many authors in this respect only two

cases of 50% germination are announced. The author has got recently through the hasard the much greater rate of germination 55–68 oftentimes. The nutrient medium was sucrose-agar. A thin layer of this medium after preparation was dried by an electric fan for certain hours and then distilled water was added, the excess of water was wiped off with blotting paper. Pollen grains were placed over such a layer, and the upper surface of the medium was turned over on little water to prevent the drying. The above simple method allows the high rate of pollen germination.

141. Geoglossaceae japoniae. Sanshi IMAI. (Jour. Fac. Agric. Hokkaidô Imp. Univ. **45**, 1942, 155–258, 5 pls.).

In the monographic paper cited in the title 37 species, 3 varieties and 13 forms of the Japanese Geoglossaceae are described, sometimes with illustrations.

Fam. Geoglossaceae SCHRÖTER.-Subfam. Geoglossoideae S. ITO et IMAI. Trib. Mitruleae IMAI, emend.: *Ascorynium* S. ITO et IMAI (2 sp.), *Mitrula* FR. emend. (1), *Gymnomitrula* IMAI nom. nov. (1), *Scleromitrula* gen. nov. (1), *Microglossum* GRILL. emend. (7). Trib. Spathulaniae IMAI trib. nov.: *Spathularia* PERS. ex FR. (2). Trib. *Geoglossae* IMAI emend.: *Geoglossum* PERS. ex FR. emend DURAND (6, of which *Geog- japonicum* IMAI sp. nov., 2 var.), *Trichoglossum* BOND. (3 sp. and 1 var. and 2 f.), *Geogl.* DURAND (2). Subfam. Cudonioideae S. ITO et IMAI. *Neocudoniella* IMAI gen. nov., PERS. ex FR. (2 sp., 11 f.), *Sarcoleotia* S. ITO et IMAI (1). Trib. *Cudoniae* IMAI, trib. nov.: *Cudonia* FR. (4). *Subfam. Hemiglossoideae* S. ITO et IMAI.: *Hemiglossum* PAT. (1). The distribution of the Japanese species in various parts of Japan and in various parts of the world is shown in a table.

142. On the osmotic pressure of Asiatic and upland cotton. (Japanese). Zyun'iti ISIKAWA and Nobuyosi KANUMA. (Proc. Crop Sc. Soc. Japan **13**, 1941, 251–254, 5 tables).

By means of cryoscopic method the osmotic pressure of leaf-blades of Asiatic cotton (Japan proper, Manchuria, Corea, China) as well as upland cotton was measured. Materials were collected at 10, 13 and 15 o'clock, and it was shown that that of the second category is distinguished by the highest osmotic pressure. The same material that grows, in sandy soil has indicated the higher osmotic pressure, than that cultivated in experimental field. Older leaves (upland) indicated higher pressure than young ones (lower).

Any strain tends to increase its osmotic pressure in the advance of its age, and here it was remarked that the ratio of this increase is greater in Asiatic than in upland cotton.

143. On some species of Saprolegniaceae found in Kyoto. (Japanese). Takesi ITO. (Jour. Jap. Bot. **18**, 1952, 121–129, 2 text-fig.-groups).

There are several members of the Saprolegniaceae which are dangerous towards young rice seedlings. The author has collected waters from various parts of Kyoto, and by means of pure culture he has isolated the following species: *Saprolegnia Thuretii* DE BARY, *S. mixta* DE BARY, *S. monoica* PRINGSH., var. *glomerata* TRIESENHAUSEN, *Achlya racemosa* HILDERBAND, *A. imperfecta* COKER, *A. Oryzae* ITO et NAGAI, *Dictyuchus* sp., *Aphanomyces helicoides* VON MINDEN.

Besides the author has got *Achlya megasperma* HUMPHR., *A. oblonga* DE BARY, *Aphanomyces stellatus* DE BARY, *A. scaber* DE BARY, but concerning these fungi he was not able to get their pure cultures.

144. On some aquatic species of *Pythium* found in Kyoto. (Japanese). Takesi ITO. (Jour. Jap. Bot. **18**, 1942, 309–316, 4 text-fig.-groups).

The author has got pure cultures of the following species of *Pythium*: *P. torulosum* COKER et PATTERSON, *P. aphanodermatum* (EDSON) FITZPATRIK, *P. proliferum* DE BARY, *P. marsipium* DRECHSTER.

145. Chromosomen und Sexualität von der Araceae I. Somatische Chromomenzahlen einiger Arten. Tomonori ITÔ. (Cyt. **12**, 1942, 313-325, 39 Textabb. u. 2 Tabellen).

22 Arten aus der Gattung *Arisaema*, welche von dem Verf. zytologisch untersucht sind, sind meistens durch den Besitz von 2n=28 oder das Vielfache davon ausgezeichnet und kein bemerkenswertes Unterschied wurde betreffend die Chromosomenzahlen zwischen ♀-, ♂-, intersexuellen und asexuellen Pflanzen nachgewiesen. Bei den hermaphroditen Arten waren die Chromosomenzahlen häufig 2n=20 oder das Vielfache davon, und bei den monözischen Arten waren sie meistens 2n=26 oder das Viefache davon.

Die Chromosomenzahlen von den bisher von verschiedenen Autoren in dieser Hinsicht untersuchten sind in einer Tabelle angezeigt.

146. Specialization in *Pseudoperonospora cubensis* (BERK. et CURT.) ROSTOW (II). Comparative studies in the morphology of the fungi from *Cucumis sativus* L. and *Cucurbita moschata* DUCHESNE. (Japanese with English résumé). Yosito IWATA. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1942, 172–185, 8 text-figs. and 5 tables).

The size of conidia and conidiophores of downy mildew varies considerably under different temperatures. In the fungi from *Cucumis sativus* they are smaller in length and width than those from *Cucurbita moschata* under low than high temperature. In the conidiophores the total length, the length and width of the main axis and the number of branches were observed also to be smaller under low than high temperature.

The average size of conidia in both fungi, does not differ very much from each other. In both the width of the main axis of the conidiophore and the number of branches show no remarkable differences under different temperatures, but their length shows appreciable differences in this respect. Thus, for instance, in the fungi from *Cucumis* the main axis of the conidiophore attains the maximum length at 22–26°, whilst in those from *Cucurbita* the maximum is attained at 14–18°, the length being almost equal in both.

Basing on this as well as some other facts the author comes to the general conclusion that the fungi from both host plants above cited (downy mildew) are scarcely different species in morphological sense, but will represent merely the biological strains of *Pseudoperonospora cubensis* (BERK. et CURT.) ROSTOW.

147. The KANEHIRA-HATUSIMA 1940 collection of New Guinea plants VII. (Cucurbitaceae).—VIII—IX (Loganiaceae and Anacardiaceae). X. (Monimiaceae). (Japanese with English résumé). Ryôzô KANEHIRA and Sumihiko HATUSIMA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 105-119, 8 text-figs.), 158-171, 9 text-figs.), 249-264, 10 text-figs.).

New species:

VII. *Aristopetalum tetramerum, Betchea aglaeformis, Opocunonia papuana, Schizomea homoliiformis, Weimannia hypoglauca, Vitex novo-guineesis.*

VIII. *Buddleia arfakensis, Ceuthoria undulatifolia, Fagraea angiensis, F. pseudoelliptica, Genistoma arfakense.*

IX. *Buchanania monticola, Koordersiodendron papuana.*

X. *Kibara warenensis, Palmeria acuminata, P. angica, P. dallmanensis, P. parvifolia, Steganothera carpella, S. villosa, V. vipanaiaviparia.*

148. On the leaf structure of *Crocus* observed in transverse sections and their chromosome number. (Japanese). Kôtarô KARASAWA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 19–25, 32 text-figs.).

The leaf structure of a number of *Crocus* species and their varieties was examined in transverse sections. The author could find no relation between the structure and the chromosome number of each species and variety.

149. List of the chromosome numbers in the genus *Crocus*. Kôtarô KARASAWA (Proc. Imp. Acad. **18**, 1942, 117–122).

The n- and 2n- numbers of chromosomes in 49 species and 62 varieties are shown in a list.

150. Entwicklung des Pollenkorns bei *Oryza sativa* L. (Japanisch mit deutsch. Zfg.). Hitoshi KIHARA und Isawo HIRAYOSHI. (Bot. Zool. **17**, 1942, 686–690, 1 Textabb.).

Die Verff., die bei *Oryza sativa* die Entwicklung der Pollentetraden bis zu den Pollenkörnern näher verfolgt haben, teilten im vorliegenden Aufsatz die Resultate ihrer Studien mit und zugleich die lehrhaften Illutrationen einzelner Entwicklungsstadien an.

Im grossen und ganzen ist das Verhalten der Pollenentwicklung von *Oryza* dem bei *Triticum* und den Anderen ähnlich. So z.B. sind die Keimporen bald nach der Ausbildung der Tetraden entwickelt, und zwar an der Aussenseite ihrer Zellwand, d.h. derjenigen Seite, welche, die vier Tetraden zueinander zugekehrten sind, entgegengesetzt ist.

Ein wichtiger Unterschied aus dem Verhalten von *Triticum* und vielen anderen ist hier zu bemerken. Nach der Ausbildung der vegetativen und generativen Zelle im Pollenkorn nämlich bleibt nicht die linsenförmige generative Zelle (Zytoplasma+Kern) an der seinen Ecke des Pollenkornes, wie es gewöhnlich der Fall ist, sondern sie dringt ins Zytoplasma der vegetativen Zellen ein, wenn das Zytoplasma und Kern der generativen Zelle zusammenarbeiten und immer scharf vom umgebenden Zytoplasma der vegetativen Zelle begrenzt ist.

151. Beziehung zwischen der Blütenperiode und der Tageslänge bei Zuckerohr. (Japanisch). Hitoshi KIHARA und Shun-ichiro IMAMURA. (Zeit. Inst. Gen. Landw. Ab. Kaiserl. Univ. Kyoto 1, 1941, 3–5, 1 Textabb.).

Die Blütenperiode des Zuckerrohrs ist in verschiedene Teilen der Erde höchst verschieden, so z.B. März in Java, September in Ponape, Oktober in Saipan, November in Hawai, Dezember in Tainan (Formosa).

Es fragt sich, was die Ursache solches Unterschiedes sein wird. In allen oben zitierten Orten, ist die Lufttemperatur fast gleich, d.h. im Mittel ±26°C. Ausserdem wird der kleine Unterschied der Lufttemperatur keineswegs solchen bedeutenden Periodenunterschieden verursachen können. Nach der Ansicht von Verff. soll solcher Unterschied der Blütenperiode hauptsächlich von der Tageslänge, welche mehr oder minder lang vor dem respektiven Blütenöffnen herrscht, abhängig sein,—12 Stunde ¼—¾. Nach den bisherigen Beobachtungen kommt eine Periode solcher Tageslänge immer vor dem Blütenöffnen, so z.B. in Java findet das Blütenöffnen zum Ende solcher Periode statt, in Saipan ½ Monate, in Hawai 1½ Monate nach dem Ende dieser Periode.

Kurz sind die Verff. von der Ansicht, dass solche Tageslänge das Blütenöffnen des Zuckerrohrs induzieren soll.

152. Bastarde zwischen *Setaria italica* und *S. viridis*. (Japanisch m. deutsch. Zfg.). Hitoshi KIHARA und Enko KISHIMOTO. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 62–67, 2 Textfig. gruppe).

Die Kreuzung *Setaria italica* ♀ × *S. viridis* ♂ gelang ziemlich leicht. Die F_1-Bastarde zeigen keine grosse Gestalt-Unterschiede gegenüben *S. viridis*, ausgenommen die Aehrenlänge, Körnergrösse und Körnerzahl pro Aehre, welche mittelmässig zwischen beiden Etern stehen. Die PMZ der F_1-Bastard enthält 9_{II} Chromosomen, ganz ähnlich den Eltern. Die Pollenkörner sind gut entwickelt und die Fruchtbarkeit ist vollkommen.

Bei *S. italica* ist das Endosperm entweder stärke- oder kleberhaltig, während dasselbe von *S. viridis* kleberhaltig ist. Bei F_1 sieht man das Stärkeendosperm und bei der Spaltung ist das Verhältnis der Pollenkörner, stärke- oder kleberhaltig, ungefähr 1:1 und bei den Samen der intra- und interspezifischen Bastarde schwankt es zwischen 3:1 und 5:1.

Auf Grund der obengenannten Resultate äussern die Verff. die Meinung, dass *S. viridis* die wilde Stammform von *S. italica* sei.

153. Ueber die Univalentenelimination in den verschiedenchromosomigen Nachkommen des pentaploiden *Triticum*-Bastards. Hitoshi KIHARA und Seiji MATSUMURA. (Jap. Jour. Bot. **12**, 1942, 226–236, 1 Textabb. u. 6 Tab.).

154. Chromosomenzahlen einiger Arten von *Amorphophallus* und *Arisaema*. (Japanisch m. deutsch. Zfg.). Enko KISHIMOTO. (Bot. Zool. **9**, 1941, 433–434, 2 Textfig. gruppe).

Die somatische Chromosomenzahl wurde bei *Amorphophallus* (3 Arten) sowie *Arisaema* (2 Arten) untersucht, und zwar bei der ersteren Gattung an der Wurzelspitzezellen. *Amorphophallus* 26 und *Arisaema* 28.

155. Expositiones plantarum novarum Orientali-Asiaticarum VII. (Japanese, English und Latin). Siro KITAMURA. (Act. Phytotax et Gebot. **11**, 1942, 120–133).

Hieracium pinanense sp. nov., *Youngia Koidzumiana* sp. nov., *Ixoyougia* gen. hybrida nova; *Ixeris* × *Youngia*. *Ixyoungia Sekimotoi* hybrida nova; *Ixeris debilis* × *Youngia japonica*. *Ixyoungia Yendoi* hybrida nova; *Ixeris stolonifera* × *Youngia japonica*. *Crepidiastrixeris denticulata* hybrida nova; *Crepidiastrum lanceolatum* × *Youngia denticulata*. *Ixeris chinodebilis* hybrida nova; *Ixeris chinensis*, subsp. *versicolor* × *I. debilis*.

156. A study of *Fusarium* take-all of cotton seedlings. 1. Pathological observations, and the cause of outbreak of disease. (Japanese with English résumé). Saburo KOBA. (Ann. Phytopath. Soc. Japan **11**, 1942, 186–203, 7 text-fig., 16 tables).

In Western Corea four species of *Fusarium* are found, which cause the take-all disease of cotton seedlings. Its outbreak is favoured by low temperature (12°) as well as by the superabundance of rainfall which makes the soil almost saturated with water. The intense outbreak of this disease in Western Corea in 1938 is explained by the author on the basis of the above cited inducing causes.

157. Fossil Bambusaceae of Japan. (Japanese). Gen'iti Koidzumi. (Act. Phytotax. et Geobot. **11**, 1942, 57–59).

Whether the members of the subfamily Sasaoideae KOIDZ. (=Sareae TATEWAKI) distributed widely in Japan Proper, Corea, Formosa and China, such as *Sino-arundinaria reticulata* OHWI, is the indigenous species of Japan or has been originally derived

from China, is the problem which is at present generally answered in the latter alternative. The author, however, basing on the recent discovery of fossil Bambusaceae in Japan, thinks that such Bambuseae are indigenous to Japan. The following fossils are enumerated:

Pleioblastus Chino MAKINO (Pleistocene), *Pseudosasa japonica* MAKINO (Lower and Upper Miocene), *Sasa* sp. (Lower and Upper Miocene, Pliocene Stegodon beds), *Sinoarundinaria reticulata* OHWI (Lower and Middle Miocene, Lower Pliocene, Pleistocene), *Sasamorpha borealis* KOIDZ. nom. nov. (Lower Pliocene and Upper Miocene).

158. Bambuseae novae japonicae. Gen'iti KOIDZUMI. (Act. Phytotax et Geob. **11**, 1942, 1–6, 1 text-fig.).

New species: *Sasa arimagunensis*, *S. mukogunensis*, *S. Motidzukiana*, *S. iyomontana*, *S. yezanensis*, *Semiarundinaria tranquillans* KOIDZ. are described and illustrated.

159. *Sasa* sect. Lasioderma et Nanopseudosasamorpha. (Japanese with Latin diagnoses). Gen'iti KOIDZUMI. (Act. Phytotax. et Geobot. **11**, 1942, 101–119).

The species of the genus *Sasa* which belong to the sect. Lasioderma are regarded by some authors to be the members of an independent genus *Neosasamorpha;* this is due to the fact that since the plants of the sect. Lasioderma lie morphologically between the genera *Sasa* and *Sasamorpha* they are regarded as the hybrids between the two. The author thinks that the characters of sect. Lasioderma are not far distinct from the general ones of the genus *Sasa.* Further, among the plants of sect. Lasioderma there are some with narrow lanceolate leaves which are regarded as belonging to another sect. Pseudolasioderma. The species resembling the latter which are dwarf and relatively much branched belong to the sect. Nanopseudomorpha.

Sasa MAKINO Sect. Lasioderma contains 18 species (of which *Sasa hitachiensis*, KOIDZ., *S. yutakana* KOIDZ., *S. Komoriana* KOIDZ., are new species) and 2 varieties).

Sect. Nanopseudosasamorpha KOIDZ. contains 8 species, of which *Sasa mikomimonticola* is provided with Latin diagnosis.

160. A new species of *Taiwania.* Gen'iti KOIDZUMI. (Act. Phytotax. et Geobot. **11**, 1942, 138).

A new species of *Taiwania*, called *T. yunnanensis* KOIDZ. sp. nov. from Yunnan, China.

161. A new *Raphanobrassica* from the cross, 4x-*Raphanus sativus* L.×4x-*Brassica eleracea* L. (Japanese with English résumé), Norio KONDO. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 126–130, 3 text-figs. and 1 table).

A new *Raphanobrassica* was obtained from the cross between autotetraploid *Raphanus sativus* and tetraploid *Brassica oleracea.* Die Tetraploidy has been induced by the colchicine treatment.

In respect to the meiosis of PMC 1–7 polyvalents and 0–1 univalent were seen in I-metaphase in the autotetraploid *Raphanus*, whilst in autotetraploid *Brassica* 2–5 polyvalents and 0–2 univalents were observed in the same stage.

In some cross-combinations there was the indication of incompatibility. 35 seeds were got, of which 29 gave rise to the offspring, which are morphologically intermediate between the two parents, 24 plants were examined cytologically, and it was observed that there are 36 somatic chromosomes and the chromosome configuration at meiosis is 18_{II}. One was hypotetraploid ($17_{II}+1_{I}$) and the remaining hypertetraploid ($18_{II}+1_{I}$).

162. Studies on mitosis and meiosis in comparison VI. The meiosis, its relation to mitosis. Yoshinori KUWADA. (Cyt. **12**, 1942, 219-245, 2 text-figs.).

The author is convinced of the fact that anaphasic chromosomes contain two chromonemata in each. From this fact, it is concluded that the chromonema division occurs in the nuclear division preceding one in which the polar separation of divided chromonemata or chromosomes takes place. To speak in other words, the complete chromosome cycle consists of two successive cycles of mitosis. And in each mitosis, both longitudinal division of chromonemata and polar separation of chromosomes take place. These conditions demand that every mitosis has to be regular one in order that there is effected a chain of regular chromosome cycles. The meiosis is preceded and followed by normal mitoses, and there must be maintained the chain of regular chromosome cycles. The meiosis should, therefore, also be a mitosis of some regular form. And yet, chromatin reduction must occur in it. The meiosis is thus a double division consisting of a mitosis and a reduction division proceeding side by side. The polar chromosome separation takes place first for the latter type of division on account of the fact that the division of centromere is suppressed by the syndetic pairing. The centromere division is possible only in the unpaired condition of chromosomes; hence the separation of divided chromosomes takes place in the second division when the chromosomes have been separated from pairing. This double division condition is the fundamental characteristic of meiosis. The nuclear division is the meiosis so long as it is the double division. It is no longer meiosis when transformed into a single division by obliteration of syndetic pairing; it is merely a mitosis in nature then, the polar separation of divided chromosomes being carried up in the first division as observed in haploids—the post-reductional scheme of transformation or the true transformation. In this scheme of transformation, the second division may remain to exist, and in this case the result is two cycles of mitosis as in *Lomentaria rosea* in European waters. The reduction division can, therefore, "develop" into mitosis. In this feature, the meiotic reduction division shows a marked contrast to the somatic reduction division which is a reduced form of mitosis. The meiosis is thus fundamentally a mitosis, and can be transformed into its original form when the syndesis ceases to take place. It has, on the other hand, a long history of phylogenetic development, and accordingly, it may retain its pre-reductional scheme of the two divisions, reductional and equational, in the absence of syndetic pairing, as observed in some cases in haploids. The origin of meiosis is also considered, and the origin of interkinesis and the question of the third division are discussed. Author

163. Chiasma studies in *Allium*. Takesige MAEDA. (Jap. Jour. Bot. **12**, 1942, 164-224, 13 text-fig.-groups).

164. Two new amphidiploids in *Aegilops*. (Japanese with English résumé). Kenzo MATSUMOTO and Norio KONDO. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 130-133, 2 text-figs.).

Two amphidiploids were produced by colchicine treatment, viz. *A. bicornis*×*A. uniaristata* and *A. squarrosa*×*A. uniaristata*. The fertile spikes of these hybrids with double chromosome number were not examined cytologically, but the fact was easily judged by their form as well as the character of pollen. Fertile spikes with double chromosome number are larger than those of the sterile ones, and besides the anthers dehisce perfectly and contain 75% good pollen, whilst in sterile spikes no dehiscence of anthers takes place and there is no good pollen.

165. A virus disease of tobacco considered as a certain type of "Etch." (Japanese with English résumé). Takashi MATSUMOTO. (Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa **32**, 1942, 111-124, 1 text-fig. and 7 tables).

Among the results of investigation by the author concerning the virus disease mentioned in the title, a brief résumé will be made below.

Symptoms: Affected leaves have necrotic spots between intervenal tissues and midribs; they dry up and die prematurely.

Serological reactions: The virus juice reacts only with the homologous virus immune serum, but not with any other virus (e.g. that from common tobacco mosaic, necrotic mosaic (types 1 and 2). The plants previously inoculated with any of the three kinds of viruses just mentioned are not immune towards the present virus, indicating that the latter are not at all related to any of these three.

166. Serological studies on the distribution and concentration of tobacco mosaic virus in host plants. VI. Further evidence for the presence of virus in the xylem. (With Japanese résumé). Takashi MATSUMOTO. (Trans. Nat. Hist. Formosa **32**, 1942, 159–167, 4 tables).

The chief aim of the present investigation is to confirm the presence of virus in the xylem of host plants by serological operation. Firstly, the experiments were done in the stem of an infected plant, 82 days after the infection. The stem was divided into upper, two middle and lower parts, and the xylem carefully freed from the surrounding tissues, such as the phloem, has been examined serologically by precipitin reaction. To cite one instance, the antigen dilution for the positive reaction was 1/10 in the xylem in the upper and middle parts, whilst it was rather indistinct in the basal part.

Similar experiments were executed on the stem at the intervals after three months. Final dilution of antigen giving a distinct precipitin reaction is for example, as follows:

	xylem-upper part	basal part
90 days	1/100	1/100
98 days	1/100	1/100

After 100 days no precipitin reaction was recognized even under 1/10 dilution.

Besides the xylem the virus was present in the outer layer of stems and petioles to a certain extent, but in the cortex almost unrecognizable or meager. The distribution of the virus in the pith was not demonstrated even at the antigen dilution of 1/10.

Temperature relation.—The virus juice diluted with 1/3 water was destroyed in 10 min. at 65°C. It was observed that the virus juice gave infection even at the dilution 1/4000, and the end-point of dilution seems to be much higher than 1/4000.

The virus may survive more than 15 days under 0°; it was destroyed by the dessication for a few days under room temperature. The juice, 1:6, when centrifuged, may be easily filtered through BERKEFELD, but difficult so through CHAMBERLAND, etc.

The inoculation of tomato and certain *Nicotiana* species by the present virus gave positive results, but not with cucumber and bean.

167. Artbastarde von *Agropyron*. (Japanisch). Seiji MATSUMURA. (Kwagaku Wissenschaft) **11**, 1941, 245-248, 2 Textfig.).—**Artbastarde von *Agropyron*. II. Mitteilung.** (Japanisch). Von demselben Verf. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 133–135, 1 Textfig. und 1 Tabelle).

Die Gattung *Agropyron*, welche durch eine Anzahl von Unkräutern vertreten sind, ist durch die Tatsache merkwürdig, dass einige Arten derselben mit dem Weizen erfolgreich bastardiert werden können, wenn bisher noch keine solche japanische Arten aufgefunden worden sind. Die n-Grundzahl ist 7, wie Weizen, und es gibt darin

die Arten mit dem Vielfache davon, nämlich, 14, 21, 28, 35, 42. In der Natur kommen spontane Bastarde verschiedener *Agropyron*-Arten vor, aber die künstliche Bastardierung derselben wurde zum ersten Male von dem Verf. ausgeführt. Einige Beispiele davon werden unten folgen. Der Bastard, *A. ciliare* (2n=28) ♀ × *A. semicostatum* (2n=42) ♂ ähnelt äusserlich im grossen ganzen *A. semicostatum*. Dabei wurden 35 Chromosomen an den Wurzelspitzenzellen ausgerechnet. In der I-Metaphase der PMZ-Meiose wurden verschiedene Konjugationszustände der Chromosomen beobachtet, und dabei sind besonders 12–14 Bivalente vertreten. Die Univalente sowie die zusammengesetzten Chromosomen sind auch angetroffen. Alle Anthere der F_1-Bastarde sind leer und spalten nicht auf.

Die oben zitierten Resultate führt den Verf. zum Schlusse, dass beide Eltern dieser Bastardierung, *A. ciliare* und *semicostatum*, zwei Paaren gemeinsamer Genome, nämlich $A_{cil}B_{cil}$ resp. $A_{sem}B_{sem}$ führen und weiter *A. semicostatum* noch ein besonderes Genom C enthält.

Uebrigens wurden die Bastardierungen *A.* sp. (Zwerg, Kyûsyû) (2n=42) × *A. semicostatum*, *A. semicostatum* × *A. cristatum*, *A. yezoensie* × *A. semicostatum*, *A. glaucum* × *A. obtusiusculum*, *A. elongatum* × *A. obtusiusculum* ausgeführt und die respektive Genomnatur wurde studiert.

168. Varietätsbastarde bei *Aegilops triuncialis* L. (Japanisch m. deutsch. Zfg.) S. MATSUMURA und N. KONDO. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 227–234, 1 Taf.).

SENJANINOVA-KOCZAGINA hat *Aegilops persica* BOISS., nicht als eine Varietät von *Aegilops triuncialis*, wie im allgemeinen angenommen, sondern als eine selbstständige Art aufgefasst, weil die Idiogramma von beiden stark voneinan der abweicher (1932). Schon im J. 1937 hat KIHARA die Resultate seiner genomanalytischen Studien mitgeteilt, welche durchaus mit der Behauptung S.-Ks nicht übereinstimmen.

Die Verff. haben diesmal eine Anzahl von Bastardierungen verschiedener *Aegilops-triuncialis*varietäten ausgeführt, und auf Grund ihrer genetischen sowie zytologischen Studien kommen sie zum Schluss, dass *persica* keineswegs als eine selbständige Art, sondern richtig als eine Varietät von *Ae. triuncialis* aufgefasst werden muss, sodass die KIHARA oben zitierten Unersuchungsresultate bestätigt wurden und die bisherige Annahme der Varietät-Natur von *persica* feststeht wie zuvor.

169. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* PALL. Alterations of the nucleolus-chromosome system due to irradiation. Hajime MATSUURA. (Cyt. **12**, 1942, 271–288, 24 text-figs.).

The PMCs of *Trillium kamtschaticum* were X-rayed, and the observations were done on pollen grains derived from them. It was shown that "(1) the alterations in cellular condition due to irradiation disturb the usual relationship between chromosomes and nucleoli often so profoundly that every chromosome end may become functional as to the nucleolar organization, and (2) translocations, inversions involving terminal segments, nucleolus-organizing regions come to take intercalary positions, thus giving rise to Sat-constrictions in subsequent mitosis."

170. On inorganic sulphides as growth promoting ingredient for diatom. Tikayosi MATUDAIRA. (Proc. Imp. Acad. **17**, 1942, 107–116, 5 text-figs.).

The author has made a culture of the diatom *Skeletonema costatum*, by using the nutritive solutions of a certain composition (A and B), natural and artificial sea water. The culture as illuminated, and after 60 hours the number of individuals computed. To the solutions above cited sodium sulphide, (1 mg/L Na_2S, $9H_2O$), hydrogen sulphide and some other compounds were added. The examples of some experiments are cited below.

Number of vegetative cells (control) per 0,005 cc		Auxospores per 0,05 c (control)
Sea water	1848	4
" " $+Na_2S.9H_2O$ (1 mg/L)	6410	16
" " $+H_2S$ (0,15 mg/L)	5130	14
" " $+Na_2S.9H_2O$ (10 mg/L)	1274	4

The figures above cited denote the number of diatoms and auxospores after 60 hours culture, and it will be seen from these data that the addition of Na_2S and H_2S increases considerably the number of diatoms. The small number of diatoms in H_2S 10 mg/L shows that the excess of H_2S beyond a certain limit leads to the depression of growth.

Further experiments were executed by the addition of 1-cystine, thus

Sea water$+Na_2S$.9H20 (1 mg/L)	2658	8
" " " " (0,5 mg/L)	7258	32
" " 1-cystine (1 mg/L)	4294	10
" " $Na_2S.9H_2O$ 1-cystine (0,5 mg/L)	9204	24

It will be thus seen that the addition of cystine leads to the acceleration of the growth, and that of $Na_2S.9H_2O$+cystine to much more considerable growth promotion.

For the discussion of the chemical behaviour, etc. of sulphide, and cystine of the above experiments cf. the original.

171. New or noteworthy plants from China I. (With Japanese résumé). Hisao MIGO. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 265–270).

The following plants are noticed: *Ocenanthe javanica* DC var. *elongata* (METCALF) MIGO, comb. nov., *Peucedanum japonicum* THUNB., *Omphalodes chekiagensis* MIGO, sp. nov., *Scutellaria glecomoides* MIGO, sp. nov., *Bolua anomala* (BRAND) MIGO, comb. nov., *B. austrosinensis* MIGO, sp. nov., *B. congesta* (BENTHAM) MIGO, comb. nov., *B. eryobotryaequifolia* (HAYATA) KANEHIRA et SASAKI, *B. Broffii* (MERRILL) MIGO, comb. nov.

172. Studies on the gametophyte of ferns (XXIII–XXIV). On the characteristics of spores of ferns and their systematic merits. (Japanese). Siduo MOMOSE. (Jour. Jap. Bot. **17**, 1942, 664–670, 1 text-fig.-group); **18**, 1942, 49–65, 15 text-fig.-group, 139–152, 3 diagrams, 187–196.

Various characteristics of spores were used as the distinguishing marks in the classification of ferns, for instance, the number of spores in each sporangium, their size, and form, whether tetrahedral or bilateral, the presence or non of certain spore contents, as the chloroplasts, the structure of spore membrane, especially the presence of perispores, the general characteristic based on the structure and character of spore membrane, especially colour, sculpture, etc. of the membrane surface.

Among the above cited characters the form of spore, whether tetrahedral or bilateral, may be cited at first. Each of the two forms characterizes generally one group, but in certain cases the two forms are represented in one single group, and sometimes even in one and the same species, thus, for instance, in *Pteris cretica* we observe besides the typical tetrahedral and bilateral spores certain transitional forms between the two, tetrahedral, bilateral). Nevertheless, on the whole, the two forms may be used as the standard of phylogenetic classification. The tetrahedral spore is seen generally in the families which are considered as rather primitive in phylogenetic sense, as the Ophioglossaceae, Osmundaceae, whilst the bilateral spores are met with in the families which on other grounds are considered as young in phylogeny, such as many Polypodiaceae.

The author distinguishes three different types as to the mode of spore germination. In all three, after the bursting out of spore membrane, the spore content is divided by a cross wall (i.e. wall which is perpendicular to the dorsoventral axis of the spore) into two cells of unequal size. The smaller cell in the ventral side is the rhizoid cell. In the first type the larger cell then divides into two by a partition wall which is parallel to the first one. Of these two cells the prothallium mother-cell grows parallel to the dorsoventral axis of the spore but in contrary direction (centrifugal germination), and becomes developed into the prothallium through several successive divisions. In the second type the second partition wall is perpendicular to the first one, the prothallium mother-cell develops towards the direction perpendicular to the dorsoventral axis of the spore (tangential germination). In the third type the rhizoid cell is pressed out aside by the developing prothallium mother-cell, and the second partition wall is far above the insertion point of the rhizoid cell. The prothallium mother-cell grows parallel to the dorsoventral axis of the spore and in the same direction (centripetal germination). The first type of germination was observed in several species of *Osmunda*, the second in many Polypodiaceae, the third in *Cibotium barometz*, *Alsophila australis*, etc.

The author has made some discussions in respect to the value of the above named characteristics in phylogentical studies of ferns. To the end of the paper is appended an extensive list of literature extending over more than 7 pages.

173. Studies on the correlations of rice. (Japanese). Toshitaro MORINAGA and Tutumi NAGAMATU. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 197–200, 12 tables).

Several instances of the correlation of characters in rice are pointed out, and the respective crossing-over values are indicated in 12 tables, among which two instances will be cited below.

Coarse-grained rice × purple liguleless rice—crossing-over value 37.26%—Liguleless rice × coloured glume-tips—22.88%.

174. Ueber die Glukosedehydrase von *Aspergillus oryzae*. (Japanisch). Masasi NAGAHISA und Yasuyuki OGURA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 137-143, 7 tables).

Die früher von OGURA aus *Aspergillus oryzae* extrahierte Glucosedehydrase wurde weiter durch Behandlung mit Ammoniumsulfat und Aceton gereinigt, und deren Eigenschaften näher untersucht. Diese Dehydrase ist offenbar nicht identisch mit der Glucoseoxydase von MÜLLER, was vor allem in ihrer strikten Anoxytropie zu erkennen ist. Ausserdem wirkt die Dehydrase von Verfassern nicht nur auf Glucose, sondern auch auf Xylose, Mannose sowie Galaktose (in der angegebenen Reihenfolge) dehydrierend, während das MÜLLERsche Enzym zwar auf Glucose, Galaktose und Mannose, aber nicht auf Xylose einzuwirken vermag. Die beiden Enzyme haben jedoch folgende Eigenschaften gemeinsam:

1) sie dehydrieren die Hexosen zu den entsprechenden Hexonsäuren,
2) nicht wirksam auf Fructose und Arabinose,
3) als H-Akzeptor für ihre Wirkung sind
   anwendbar: Thionin, Chinon, *o*-Chlorophenol-indophenol, Phenol-indo-*2,6*-Dichlorphenol, *o*-Kresol-indophenol, *o*-Kresol-indo-*2,6*-dichlorphenol,
   nicht anwendbar: Methylenblau, Nilblau, Cytochrom *c*, *1*-Naphthol-*2*-Sulfonat-indo-*2,6*-dichlorphenol, Indigotetrasulfonat.
4) für ihre Wirkung ist das Co-Ferment nicht notwendig,
5) durch Urethan gehemmt, nicht aber durch Blausäure und Monojodacetat.

Wichtg ist der Befund von Verfassern, dass sich aus dem Pilzkörper durch Behandlung mit Aceton und Äther ein Farbstoff (allerdings in rohem Zustand) extrahieren

lässt, der wie die gewissen chinoiden Redoxfarbstoffe als H-Akzeptor für die Glucosedehydrase fungieren und andererseits durch LACTARIUS-Oxydase auf reversibler Weise oxydiert werden kann. So wird das System Glucosedehydrase+Glucose durch Zusatz des betreffenden Farbstoffs und der LACTARIUS-Oxydase in den Stand gesetzt, die sonst unmögliche O_2-Aufnahme zu bewirken, die beim Fehlen irgendeiner Komponente des genannten Systems auch höchstens nur unbedeutend stattfindet. Das Wesen dieses natürlichen Farbstoffs sowie die Frage, ob er tatsächlich den H-Überträger bei der Funktion der Glucosedehydrase im normalen Stoffwechsel des Pilzes darstelle, harrt noch eine weitere Aufklärung. TAMIYA

175. Genecological studies on the wild barnyard grass in the lowland rice field. II. The variation of the shooting time and other characters of grass collected in the Hukuoka Prefecture. (Japanese). Tutumi NAGAMATU. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 174-177, 2 text-figs. and 2 tables).

The author has collected wild barnyard grass (*Panicum Crustagalli* var. *frumentaceum*) growing in the Hukuoka Prefecture with a considerable number of strains. He has made the culture experiments in open air as well as greenhouse. He could confirm the fact that concerning the shooting time there are distinct types. Thus, for instance, in the strains cultivated in greenhouse the shooting time of 55% (=259 strains) lies between August 23–September 11, whilst that of 17% (=75 strains) was ascertained to lie before the end of June and the beginning of July. The former strains are called late-maturing types, and the latter are evidently distinct form and are called early-maturing types.

As regards the grasses cultivated in open air field, nearly the same fact as above was ascertained. The shooting of 8% (=47 strains) has taken place before August 31 (early-maturing type).

176. Studies on the hybridization of rice II. Experiments on emasculating rice florets by hot water method. (Japanese with English résumé). Seijin NAGAO and Koziro KAWAMURA. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 58-68, 9 text-figs. and 6 tables).

The experiments of emasulation by the use of heat, firstly executed on *Sorghum* by certain American authors, was made on rice as follows. Panices were immersed in hot water 42–45° and remained there 3 to 10 minutes respectively. About one hour after emasculation cross pollination was done. In these experiments the treatment with 43° hot water for 8 minutes has given the best results.

177. Chromosomanordung in *Ricinus communis*. (Japanisch). Seijin NAGAO und Isao MAZIMA. (Bot. Zool. **9**, 1941, 329-330, 13 text-figs.).

Bei den Materialien of *Ricinus communis*, die aus verschiedenen Gegenden von Mantschukuo und Formosa gesammelten sind, ist die n-Chromosomenzahl immer 10. Sie sind klein und kugelförmig, und beim Uebergangsstadium zur Reifeteilung (PMZ) sind 10 Bivalente um die Kernmembran in fast gleicher Entfernung gelagert. Merkwürdig ist das sehr häufige Vorkommen der sog. sekundären Chromosomenkonjugation (z.B. bei 156 Kernplatten im ganzen bei der Metaphase 146 (=49%) Konjugationen). Um eine Beispiel zu nennen, sieht man bei einer Kernplatte 1(3)+3(2)+1(1), wobei die in Klammern eingeschlossenen Ziffern die Zahl der zueinander konjugierten Chromosomen und dieselben aussengesetzten die Zahl solcher Chromosomengruppe, zeigen.

Bei der Kernplatte, wobei kein sekundäre Konjugation zu sehen ist, sind die Chromosomen nach dem Typus der schwimmenden Magneten angeordnet.

178. Studies on the hybridization of rice I. Heterosis in the crosses between the strains of Hokkaidô, considered from the standpoint of strain phylogeny. (Japanese). Seijin NAGAO and Man-emon TAKAHASHI. (Rpt. Sapporo Soc. Agric. & Forest. **34**, 1941, 1–22, 18 tables).

A number of hybridizations between various strains of rice in Hokkaidô, incl. both starchy and glutinous, were executed. The strain Akage (starchy) was taken for the standard in these experiments. The authors have studied the heterosis occurring as the effect of cross concerning the length and weight of hulled rice grains, the weight of each one panicle as well as that of all panicles in one stock, the number of tillers, the weight of one whole stock.

The weight of hulled rice grains shows as the effect of cross the conspicuous heterosis which may go over 15% in certain case. The degree of heterosis is different according to the direction of reciprocal crosses, which is due to the quantitative genic difference of endosperm in different directions of hybridization.

The weight of all panicles in one stock shows also conspicuous heterosis which may go up to 20–30% in some cases.

In all other cases studied by the authors no conspicuous heterosis was recognizable.

179. Studies on hybridization of rice III. Type and inheritance of awnedness in rice. (Japanese with English résumé). Seijin NAGAO and Man-emon TAKAHASHI. (Rpt. Sapporo Soc. Agric. & Forest, **34**, 1942, 36–43, 5 pls. and 5 tables).

The awns of rice were classified as follows: I. *Fully awned*, developed in all spikelets and the longest 2–6 cm: II. *Medium awned*, developed in most spikelets, 1–4 cm long. III. *Shortly awned*, developed in the greater number of spikelets, 0.5–2 cm long. IV. *Rarely awned*, spikelets awnless except a few. V. *Fully awnless*.

To account for the inheritance of various awn classes above cited, the authors have supposed three kinds of genes, An_1, An_2 and An_3. The combined action of these three genes with their alleles was made responsible for the inheritance of five classes of awns.

180. Notulae ad plantas Asiae-Orientalis XVIII–XX. (With Japanese explanations). Takenoshin NAKAI. (Jour. Jap. Bot. **18**, 1942, 91–120, 1 text-fig., 215–228, 281–292).

Centrospermae contain at least three following orders, viz. Thelygonales NAKAI ord. nov., Chenopodiales LINDLEY, and Silenales LINDLEY.

Thelygonales include Thelygonaceae with *Thelygonum* LINNAEUS. Chenopodiales comprise twenty three families. To the family Tetragoniaceae REICHENBACH among them belong *Demidovia* PALLAS incl. *D. tetragonioides* (Jap. name Turuna) (instead of *Tetragonia*). *Demidovia* and *Tetragonia* are distinct.

Furthermore, *Lagunea orientalis* (LINNAE) NAKAI comb. nov., its varieties *leucantha* (NAKAI comb. nov.) and *pilosa* (ROXBURGH) NAKAI comb. nov., *variegata* (MATSUMURA et HAYATA) NAKAI comb. nov. are cited.

Among others the following is described: *Sophora vestita* NAKAI.

181. Cytogenetical studies of triple hybrid from F_1 *Triticum turgidum, Secale cereale* and *Triticum vulgare*. Goichi NAKAJIMA. (Proc. Imp. Acad. **18**, 1942, 100–106, 8 text-figs.).

The hybrids of *Triticum turgidum*×*Secale cereale* (2n=21 and 22) were pollinated with *T. vulgare* (2n=21) to obtain triple hybrids with 95% positive results. The 2n number of the latter was various and lies between 39–44 with the exception of 43, the number of 42 being prevalent. In this crossing the castration of the mother flower was not practised, because its pollen is perfectly sterile.

The triple hybrids are distinguished by their low stature as compared to *T. turgidum*×*S. cereale* as well as to either of them.

182. Cytogenetical studies in some flowering dioecious plants, with special reference to the sex-chromosome. Goichi NAKAJIMA. (Cyt. **12**, 1942, 262–270, 26 text-figs.).

The reduction division of PMC of the following dioecious plants were cytologically studied, viz. *Salix babylonica, S. eryocarpa, Torreya macrosperma, Cercidiphyllum japonicum, Picrasma quassioides, Ilex serrata* var. *Sieboldi, Actinidia Kolomita, A. polygama, Eurya japonica, Smilax Sieboldi, Dioscorea japonica.*

In all cases above cited the author could recognize in ♂ one pair consisting of a large and a small chromosomes, so that the sex chromosomes are in all of the XY-type.

183. Ueber die Kältewiderstandsfähigkeit der Frucht des rotfrüchtigeh Reises. (Japanese). Yôzô NAKAJIMA. (Jour. Jap. Gen. **18**, 1942, 163–165).

Die Kältewiderstandsfähigkeit der rotfrüchtigen Reiskörner wurde experimentell studiert. Die Reiskörner, sowohl normalen als rotfrüchtigen, wurden vor dem Anfang des Experiments während einiger Zeit im Wasser getaucht und dann in einer innen mit einigen Filterpapieren ausgekleideten Schale gesetzt. Sie enthält entweder Wasser oder Wasser+Saccharose. Die Schale wurde mit einem Zinkzylinder bedeckt und im Freien gesetzt. Die Temperatur betrug 0,5–1,0°.

Die in obiger Weise während gewissen Tagen der Freienkälte ausgesetsten Reiskörner wurden inbezug auf ihre Keimung untersucht (26°). Danach sind die normalen Reiskörner in der Schale, die bloss mit Wasser gefüllt sind ohne Ausnahme nicht keimfähig während bei denjenigen in der Schale die Wasser+Saccharose enthielt wenige Prozente keimfähig waren. Inbezug auf die rotfrüchtigen Körner ist es sehr merkwürdig, dass alle oder am wenigsten der grösste Teil davon keimfähig waren, ob die Schale bloss Wasser oder Wasser+Saccharose enthielt. Die obige Tatsache wurde durch ein anderes Experiment bestätigt.

184. Zusammensetzung der Waldbäumevereine in Japan. (Japanisch). Harufusa NAKANO. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 186–188).

Der Verf. machte zuerst einige Kritike über die Systeme der Waldbäumevereine von WARMING, SCHIMPER und RÜBEL, und dann ist er zur Erörterung seiner eigenen Studien fortgeschritte.

Die klimatische Zone von Japan klassifiziert er hauptsächlich auf Grund von KÖPPEN wie folgt:

1) Kältezone (unter 10°C durch das ganze Jahr).
2) Unterkältezone (10–20°C während 1–4 Monaten eines Jahres, z.B. Südsaghalien).
3) Gemässigte (temperierte) Zone (10–20°C während 4–12 Monaten eines Jahres.
   Kältgemässigte Zone (Regionen um Aomori, Matumoto).
   Warmgemässigte Zone (südwärts Tyôsi, Kyûsyû).
4) Untertropische Zone (±20°C während 5–11 Monaten eines Jahres und während 1–7 Monaten) (verschiedene Regionen von Ryûkyû und Formosa).
5) Tropische Zone. (20°C durch das ganze Jahr hindurch. (Südformosa und Südseeinseln).

Die typischen Pflanzenformen (Alliance) dieser fünf Zone sind wie folgt:

1) Unterkältezone. Betulion Ermani.
2) Kältegemässigte Zone. Fagion und Castaneion.

3) Warmgemässigte Zone. Machilion.
4) Untertropische Zone. Cinnamomion.
5) Tropische Zone. Unbekannt.

Die obigen Pflanzentypen sind die typischen Beispiele. Durch den Einfluss der Höhe, Breite usw. entstehen zahlreiche kleine Untertypen. Noch muss dabei der Einfluss des Erdbodens in Betracht gezogen werden.

185. Ueber die Entstehungsbedingungen von Luftknollen von *Dioscera batatas* und ihre charakteristische Ruheperiode. H. NAKANO und S. KINOSHITA. (Jap. Jour. Bot. **12**, 1942, 237–249, 12 Text-fig.).

186. After-effects of auxin treatment of grains of dwarf rice type. (Preliminary note). (Japanese). Kane NAKAYAMA. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 158–160, 2 graphs and 2 tables).

The grains of the rice types, normal AABB as well as dwarf aaBB were treated with heteroauxin solution during 48 hours, and were studied in respect to the after-effect. It was ascertained that in comparison with the control (i.e. without any auxin treatment) the growth of the shoot of the normal type has shown no or almost no difference, whilst that in dwarf type was accelerated in the case of the high auxin concentration.

In the root no particular difference was discerned as regards the growth of dwarf and normal types. When the concentration of the auxin solution is high the growth is more or less inhibited in both types, and when it is low, it is more or less accelerated equally in both.

187. *Pinnularia acoricola* HUSTEDT: Fundort und Umgebung. (Japanisch). Ken'itirô NEGORO. (Medizine und Biologie **1**, 1942, 111–114, 1 Textfig.).

Pinnularia acoricola HUSTEDT, welche im anorganische Mineralsäuren enthaltenden Wasser in vulkanischen Regionen von Sundainseln, wie Java, Sumatra usw. aufgefunden worden ist, wurde vom Verf. auch in verschiedenen vulkanischen Regionen von Japan (z.B. Osorezan nahe Aomori, Unzen nahe Nagasaki, Aso in Kumamoto und Beppu nahe Ooita) ziemlich reichlich vertreten zu sein beobachtet.

Die Temperatur des Wassers, wo sie wohnt, is ±50°C, pH 2,0–4,0, wenn auch sie im Wasser pH=6,5 aufgefunden war. Diese Diatomeenart lebt gewöhnlich in Gesellschaft mit *Clanidium caldarum* (Cyanophyceae), während *Pinnularia Braunii* var. *amphicephala* (MEYER) HUSTEDT gewöhnlich aus reiner Kolonie besteht. *P. acoricola* wurde auch in Isobe Quellenwasser entdeckt, welches durch hochstarken Kochsalzgehalt ausgezeinet ist.

188. Bacillariophyten aus den heissen Quellen von Simogamo, Siduoka Präfektur. (Japanisch). Ken'itirô NEGORO. Medizine und Biologie **1**, 1942, 211–215).

Bei dem Thermalwasser von Simogama, Siduoka Präfektur, welcher besonders durch den Gehalt an NaCl und $CaCl_2$ ausgezeichnet ist, ist die Temperatur gewöhnlich hoch und oft mehr als 100°, pH=7,0–7,8.

Der Verf. beobachtete dabei ein reichliches Vertreten der Diatomeen welche am Ort unter 65°C wohnen Gattungen: *Melosira, Stephanodiscus, Fragibria, Synedra, Cocconeis, Achnanthes, Rhoicossphenia, Gyrosigna, Caloneis, Cymbella, Gomphonema Neidium, Navicula, Pinnularia, Amphiphora, Rhopalodia, Hantzschia, Nitschia, Surirella, Amphiprora.*

189. Einige japanische Arten von *Trachelomonas*. (Japanisch). Ken'itirô NEGORO. (Medizine und Biologie **1**, 1942, 221–224, 7 Textfig.).

Trachelomonas ist die bisher bekannte einzige Flagellatengattung, deren Arten trotz dem Vorhandensein des Gehäuses, frei schwimmen können. In Japan war bisher eine einzige Art genau beschrieben. Der Verf. hat neuerdings einige andere Arten aufgefunden, wie folgt: *T. volvocina* EHRENBERG, *T. intermedia* DANGEARD, var. *elegans* (CONRAD) SKVORTZOW, *T. aculeata* DOLGOFF, *T. acuminata* (SCHMARDA) STEIN var. DEFLA, *Amphora* PLAYFAIR.

Zum Ende des Aufsatzes hat der Verf. die physikalisch-chemischen Eigenschaften des Fundortes von obengenannten Arten näher erörtert.

190. Kurze Mitteilung über die Untersuchungsresultate der Pflanzenkolonien des anorgnisch-sauren Gebietes im Sommer 1939. (Japanisch). Ken'itirô NEGORO. (Zeitschrift für Pflanzenoekologie, **2**, 1942, 25–34, 3 Textfig.).

Die Verfs. Studien der Pflanzenkolonien erstrecken sich über Oowakidani Solfataren in Hakone, Akanuma im Hakkôdagebirge, Digokudani bei Sukanoyu nahe Aomori, Gosikinuma in Bandaizan, Umgebung von Numaziri, alles von der vulkanischen Natur.

Die Einzelheiten der Verfs. Untersuchungsresultate sind hier nicht erschöpfend referiert werden. Nur als ein Beispiel werden unten die Verfs. Beobachtungen bei Oowakidani in Hakone kurz mitgeteilt. Im kleinen Wasserfluss im Solfatara von Oowakidani, pH=2,8–2,9 sind in der Umgebung höhere Pflanzen nicht existenzfähig und sieht man dort weisse oder gelbe Krystallen von schwefelsauren Salzen oder Schwefel, doch sind im Flusswasser *Pinnularia Brauni* (GRUN) CLEVE var. *amphicephala* (A. MEYER) HUSTEDT sowie *Euglena* sp. vertreten. In der Nähe von gewissen heissen Quellen, welche aus dem Solfatarenboden herausfliessen, sind *Cyanidium caldarum* (TILDEN) GEITLER, *Pinnularia Brauni* var. *amphicephala*, sowie Fadenalgen wie *Hormidium* zu finden. Bei Wasser, woren *Cyanidium caldarum* lebt beträgt die Lufttemperatur 12,5, Wasser 37,8, pH=2, 9, 26, Oktober, 11 Uhr Vormittag. Das Quellenwasser wird durch ein Rohr zur niederen Stelle abgeleitet und in gewissen Wasserreservoir gespeichert, wo man reichlich *Chiloscyphus polyanthus.* (L.) CORDA (Bryophyta) sieht.

191. Studies on artificial polyploid plants V. Breeding of long-fibered varieties by doubling the chromosome number in hemp. (Japanese with English résumé). Ichizo NISHIYAMA. (Bot. Zool. **9**, 1941, 173–179, 4 text-figs. and 1 table).

Sometimes ago the author has obtained the tetraploid plants of *Cannabis sativa* by means of the well-known colchicine method, and further their F_2 and F_3 offspring were got. In hemp x=10, 2x=20, in tetraploid plants PMC 4x, 4x±1, 4x±2. In the meiosis of 4x−1, $19_{II}+1_{I}$ and $1_{III}+18_{II}$ are mostly seen.

The comparison of external characters of the original diploid and the derived tetraploid plants show generally the gigantism of the latter against the former. Especially as fiber plants it is remarkable that the fibers of the tetraploid plant are larger and stronger than those of the diploid. Furthermore, it is quite remarkable that the tetraploid embraces much larger percentage of ♀ plants as compared to the diploid, as for instance 83%.

192. Breeding of cold-resistant *Raphanus sativus* by the doubling of chromosome number. (Japanese). Ichizo NISHIYAMA. (Bot. Zool. **10**, 1942, 57-58, 2 text-figs.).

The tetraploid plants of *Raphanus sativus* got by means of the colchicine method is distinguished by the considerably vigorous growth of its roots.

For example, in the strain Minowase the weight of roots of normal plants lies in average between 20–220 gr, whilst in the tetraploid it lies between 60–620 gr. It

should be added that the tetraploid gigantic character is especially in the root, but also in many other respects.

The most important fact discovered by the author is the cold-resistant character of the tetraploid. It may be safely cultivated in much later season, and consequently much colder period of the year, as compared to the diploid.

193. On the relation between the fruit-body formation in *Lactarius Shiitake* and the temperature as well as the light. (Japanese). Yosikazu NISIKADO and Yukio MIYAWAKI. (Agron. St. **33**, 1942, 433–443, 1 pl.).

In *Lactarius Shiitake* the optimum temperature for the fruit-body formation is ±15° which is somewhat lower than that for the hyphal growth. Between 10–24° the fruit-body grows pretty well but slowly at 10°. The limits for that process are 5° and 24°.

Even in completely dark place the fruit-body formation takes place normally, though its form and colour are somewhat different in comparison with normal case—etiolement is observed.

194. Brown-spot disease of *Osmanthus fragrans* var. *latifolius*. (Japanesch). Yosikazu NISIKADO and Yukio MIYAWAKI. (Agron. St. **33**, 1932, 445–453, 2 pls.).

Phyllosticta osmanthicola TRINCHIERI which causes the brown-spot disease in *Osmanthus fragrans* var. *latifolius* develops well on potato agar media and produces the pycnospores. Hyphae grow between 10–30°, optimum ±27°.

Inoculation experiments have shown that the fungi easily penetrate in the host through the wounds in leaves and after ±15 days produce the pycnidia.

195. Die Messung der Erhaltungsatmung bei *Aspergillus oryzae*. (Japanisch). Yukito OHTA und Syuiti MATUYAMA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 235–240, 3 Textfig. 3 Tabellen).

Verfasser berichten über eine neue Methode, die Erhaltungsatmung des Schimmelpilzes, die früher von TAMIYA und YAMAGUCHI durch eine recht komplizierte Prozedur ermittelt wurde, einfacher mit gutem Erfolg zu bestimmen. Die durch 72-stündige Züchtung erhaltene Pilzdecke von *Aspergillus oryzae* wurde in dem Respirometer nach TAMIYA unter Zugabe verschiedener Konzentrationen der Kohlenstoffquellen weiter kultiviert, und nach etwa 20–24 Stunden wurde die Veränderung des Pilzgewichtes sowie die Atmungsgrösse bestimmt. Ist die Menge der C-Quelle nicht dazu ausreichend, den Erhaltungsbedarf des Pilzkörpers zu decken, so findet im Laufe der Kultur wegen Konsumption der zelleigenen Substanzen eine Pilzgewichtsabnahme statt, sonst tritt mehr oder weniger deutliche Pilzgewichtszunahme ein, wobei die Atmungsgrösse stets höher ausfällt als sie bloss dem Erhaltungsbetrieb des Pilzkörpers entspricht. Durch graphische Darstellung der Veränderung des Pilzgewichtes und der Atmungsgrösse in Funktion der Konzentration der C-Quelle lässt sich die Atmungsgrösse feststellen, die eben dem stillstehenden Wachstum, d.h. dem Erhaltungszustand des Pilzes entspricht. Die Atmungsgrösse (gemessen nach O_2-Mengen in ccm) bzw. die Atmungsenergie (in Kcal.), die sich auf 1-stündige Erhaltung von 1 g Pilz beziehen, betrug bei Gluconsäure 5.2 (Energie unbekannt), bei Rohrzucker 8.7 (1.85 Kcal.), bei Mannit 9.3 (0.99 Kcal.), bei Glycerin 8.5 (2.03 Kcal.), und bei Äthylalkohol 16.2 (5.03 Kcal.). Der bei Rohrzucker gefundene Wert stimmt im Grossen und Ganzen mit dem früher von TAMIYA u.a. an Glucosekultur von *Aspergillus melleus* ermittelten überein. Der respiratorsiche Quotient kommt beim Erhaltungszustand fast immer dem Verbrennungsquotienten der dargereichten C-Quelle gleich, während er beim Einsetzen des Wachstums bald grösser, bald gleich oder kleiner wie der letztere ausfällt, und zwar je nach dem der betreffenden C-Quelle Hyper-, Iso- oder Hypoquotient zukommt.

Die Grösse der Erhaltungsatmung nimmt mit dem Alter der Pilzkultur allmählich ab, was auch mit dem Befund von TAMIYA und YAMAGUCHI in Einklang steht. Die Beeinflussung der Erhaltungsatmung durch einige Gifte und Narkotika wurde untersucht; Kohlenoxyd und Äthylurethan wirken stark vergrössernd auf die Erhaltungsatmung, während Natriumfluorid und Monojodacetat, obwohl sie ebenso wie Kohlenoxyd und Äthylurethan deutlich wachstumshemmend wirken, sich praktisch einflusslos auf Erhaltungsatmung erwiesen. TAMIYA

196. Micronesian Cyperaceae collected by Prof. R. KANEHIRA and Dr. S. HATUSIMA. (Japanese with Latin diagnoses). Jisaburo OHWI. (Jour. Jap. Bot. **18,** 1942, 130–138).

The species belonging to the following genera are enumerated: *Kyllingia* (1 species), *Cyperus* (14), *Eleocharis* (3), *Fimbristylis* (10), among which *F. paluensis* is a new species and described), *Scirpus* (2), *Fuirena* (1), *Rhynchospora* (3), *Schoenus* (2), *Cladium* (2) of which *C. ponapensis* is described as a new species, *Lipocarpha* (1), *Hypolytrum* (2), *Trachostachyum* (1), *Sarpodendron* (1), *Diplacrum* (1), *Scleria* (7), *Carex* (2).

197. The KANEHIRA-HATUSIMA 1940 collection of New Guinea plants VI. Gramineae. (With Japanese résumé). Jisaburo OHWI. (Bot. Mag. Tôkyô, **56,** 1942, 1–13).

The following plants are among others enumerated as new species and described: *Ectrosia subtriflora*, *Garnotia papuana*, *Aristida novae guineae*, *Leptaspis sessilis*, *Isachne arfakensis*, *I. elatiuscula*, *Erianthus sesquimetralis*, *Andropogon eryptopodus.*

198. The KANEHIRA HATUSIMA 1940 collection of New Guinea plants IX. (With Japanese résumé). Jisaburo OHWI. (Bot. Mag. Tôkyô **56,** 1942, 199–216).

The following plants are described as new species:

Fimbristylis petrogena, *Schoenus erythrosiphon*, *S. fusco-guttatus*, *Cladium Iris*, *Thorachostachyum macilentulum*, *Mapania geelvinkensis*, *M. margaritae*, *Carex subfilicina*, *C. Pandanus*, *C. spadiceo-vaginata.*

199. Gramina japonica III. Jisaburo OHWI. (Act. Phytotax. et Geob. **11,** 1942, 27–56).

16 genera are enumerated, and for each an analytical key for the determination of the species contained therein are given (except the case with only one species). These genera are as follows:

Tribe Paniceae R. BR. Subtribe Panicinae C. HUBB. *Digitaria* (*D. Shimadawa* OHWI, *D. leptalea* OHWI, *D. Fauriei* OHWI, and several others), *Allotheropsis*, *Urochloa* *Paspalidum*, *Oplismenus*, *Echinochloa*, *Paspalum*, *Erichloa*, *Axnopus*, *Brachiaria*, *Panicum*, *Ichnanthus*, *Cyrtococcum*, *Hymenachne*, *Saccilopia*, *Setaria*—Subtribe Isachninae E. HUBB. *Isachne*.—Subtribe Thuareinae OHWI subtr. nov. Thuarea.—Substribe Spinificinae OHWI subtr. nov. *Spinifex*.

200. Chromosome number of *Adoxa Moschatellina* L.A. (Preliminary note). (Japanese). Kohei OIKAWA. (Jap. Jour. Gen. **18,** 1942, 157–158, 2 text-figs.).

The 2n-number in the root and the rhizome=54. Many chromosomes are satellited and are composed of 3 chromosomes. The observation of the reduction division of PMC has given no good results, but that of the embryosac mother-cell has shown a number of trivalents (less than 10), besides some bi- and univalents.

In the first mitosis of pollen grain 23–29 chromosómes were seen, and especially 27.

201. Notes on genetics of *Dianthus japonicus* THUNB. (Japanese). Sakuichi OKABE. (Jap. Jour. Gen. **18**, 1942, 166–168, 2 text-figs. and 4 tables).

Dianthus japonicus is either wild or cultivated, the former being more or less different from the latter.

Genetically the purple flower is dominant to white, and the hybrid between them is monogenic. In the F_1 of *D. superbus* × *D. japonicus* the stamens are almost wholly abortive, so that the hybrid may be called female. In some hybrids, however, some bad pollen grains were produced. The hybrids are generally sterile, and the author has got exceptionally one fertile plant. On examination it was ascertained that this plant is an amphidiploid (n=30), either parent (*D. superbus* and *japonicus*) having n=15.

202. Study of filamentous fungi of the soil of solfatara. Yônosuke OKADA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. IV. Ser. **17**, 1942, 95–104, 1 pl.).

Cf. this JOURNAL 12, (22), No. 80.

203. Note on the diatoms of Japan II. Haruo OKUNO. (Jour. Sc. Hirosima Uuiv. Ser. B. Div. 2 (Bot.) **5**, 1942, 1–43, 42 text-figs.).

The diatom species belonging to the following genera are described and illustrated: *Grammatophora* (2 species), *Licnophora* (1), *Climacosphenia* (1), *Synedra* (2), *Eunotia* (1), *Actinella* (1), *Cocconeis* (2), *Achnanthes* (2), *Mastogloia* (2,) *Gyrosigma* (1), *Caloneis* (1), *Neidium* (5), *Navicula* (3), *Tropidoneis* (1), *Cymbella* (4), *Gomphonema* (9), *Hantschia* (1), *Nitschia* (3).

204. Untersuchungen über die Substratspezifität der Cytochromoxydase. Kazuo OKUNUKI. (Act. Phytochim. **12**, 1941, 1 8, 3 Text-fig.).

Bezüglich der Oxydation des *p*-Phenylendiamins durch das Cytochromoxydase-Präparat haben KEILIN und HARTREE unbegründeterweise eine Erklärung gegeben, dass das Cytochrom *c*, das in Cytochromoxydase-Präparat enthalten ist, durch *p*-Phenylendiamin so leichter reduziert werde als durch andere Polyphenole bzw. Diamine, dass das Cytochromoxydase-Präparat anscheinend auch ohne Mitwirkung des zugesetzten Cytochroms *c* das *p*-Phenylendiamin zu oxydieren vermöge. Danach muss man die Erwartung hegen, dass das Cytochrom *c* durch *p*-Phenylendiamin viel schneller als durch Hydrochinon reduziert werde. Dies ist aber nicht der Fall. Es wurde nun festgestellt, dass die Geschwindigkeit der Reaktion zwischen Cytochrom *c* und den beiden obigen Substraten mindestens gleichgross ist. Ferner wurde vom Standpunkt der Reaktionskinetik aus der Nachweis erbracht, dass die Cytochromoxydase nicht nur das Cytochrom *c* sondern auch das *p*-Phenylendiamin unmittelbar oxydieren kann, obzwar die Affinität des letzteren zum Enzym eine viel geringere ist. Weiter wurde es auch kurz diskutiert, dass die Wirkung der Cytochromoxydase bei der Acetatbehandlung nicht beständig bleibt und ferner, dass die Ansicht von STOTZ u.A. bezüglich der Teilnahme des Cytochroms *b* an der Oxydation des *p*-Phenylendiamins nicht richtig sein kann. Verfasser

205. Sterility of F_1 plant obtained from the crossing between Formosan and Japanese varieties of rice. (Japanese). Gunkiti Ôryôsi. (Report of Formosan Agriculture **37**, 1941, 32–37, 4 text-figs. and 6 tables).

The crossing between some rice races indigenous to Formosa (Indian type) and that from Japan Proper (Japanese type) gave rise to F_1 plants with pretty excellent results. The latter were however characterized by their extreme sterility lying between ±65.30–±82.57%.

The microscopic studies of pollen grains of F_1 hybrids has shown them to be quite imperfect. The grains are smaller than those of either parent, and further they are of mannifold size, which is the characteristic of bad pollen, and the extreme sterility of plants is due at least partly to this cause. Whether the ovules will contribute to the sterility, was studied by the back-cross between F_1 and the original parents. The cross of one of the two parents $\times F_1$ ♂ gab 30% offspring, whilst $F_1 \times$ one parent gab only 7% offspring which proves that the ovules of F_1 are imperfect and contribute to the sterility of F_1 plants.

206. Beobachtungen über japanische Moosflora XXV. (M. jap. Zfg.). Kyuichi SAKURAI. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 217–224, 9 Text-fig.).

Die folgenden 9 Arten Moosen sind in dem vorliegenden Aufsatz enthalte as neu: *Fissidens Tutigae, F. Hattorii, Triquetrella nipponensis, Gymnomitriella laevifolia, Ptychomitium rhacomitriodes, Isopterigyum Hasimotoi.*

207. Fragmentary news from the Herbarium Tokyo Science Museum (IV). (Japanese with Latin diagnoses). Yosisuke SATAKE. (Jour. Jap. Bot. **18**, 1942, 29-38, 2 text-figs.).

The following plants are noticed: *Polygonatum involucratum*, MAXIM. and its ally *P. miserum* which is described as a new species.

208. Karyotype alteration and phylogeny V. New types of Sat-chromosome in *Nothoscordum* and *Nerium*. Dyûhei Satô. (Cyt. **12**, 1942, 170-178, 11 text-figs.).

The author summarizes the results of his researches as follows:

1) Nucleoli are organized at the primary constriction in *Scilla sibirica* and *S. sibirica* var. *alba*. This new type of SAT-chromosome was observed in *Disporopsis arisanensis* and *Nerine undulata*.

2) SAT-chromosome in Lycoris *squamigera* ($2n=27=6L+3S^t+18S$) has a satellite at the proximal end and its stalk coincides with the primary constriction. While SAT-chromosome with a subterminal constriction of *L. sanguinea* has a satellite at the proximal end and then the relation between these SAT-chromosomes is not so simple.

3) *Nothoscordum fragrans* ($2n=19+13L^t+2S$) has thirteen long and six short chromosomes and each of two of the latter chromosomes seems to be derived from fragmentation of one long chromosome at the kinetochore. Consequently six short chromosomes have terminal kinetochores, four of which have an appearance of a satellite by bearing on the nucleolus condensation at that region. The short chromosome with a terminal kinetochore was found also in *Allium condensatum* ($2n=17+11L+2M+2S^t+2S$). These two chromosomes also have an origin in the fragmentation of one long chromosome, judging from a karyotype of *A. obligonum* ($2n=16=12L+2M+2S^t$).

4) *Nerium undulata* ($2n=22=2L+11M+1M^s+1S^s+7S$) has two SAT-chromosomes, that is, one medium chromosome with a secondary constriction at the distal arm and one short chromosome with an extremely lengthened primary constriction. The relation between nucleoli and SAT-chromosomes was carefully traced in the primary pollen grain division and a certain chromosome was found attached to the nucleolus besides SAT-chromosomes and had relation to the nucleolus condensation in the case of combination of no SAT-chromosomes.

209. Karyotype alterations and phylogeny in Liliaceae and allied families. Dyûhei Satô. (Jap. Jour. Bot. **12**, 1942, 57-161, 267 text-figs.).

210. Zytologische Untersuchungen über *Aster, Gymnaster, Kalimeris* und *Heteropappus* aus Japan. Naomasa SHIMOTOMAI und Yukio HUZIWARA. (Cyt. **12**, 1942, 206–218, 52 Text-fig.).

Bei den Arten, die im obigen Titel genannt werden, welche früher unter einer Gattung *Aster* zusammengefasst sind, fanden die Verff. verschiedene Chromosomzahlen, nämlich, 2n=18, 36, 54, 72, 144, alle von welchen das Vielfache der Grundzahl 9 sind, ausserdem kommen unter den Varietäten die Zahlen 19, 63, 63–66 und 68 vor. Bei den meisten 18-chromosomigen (2n) Arten gibt es innerhalb eines Chromosomsatzes, welcher aus 9 Chromosomen besteht, ein Chromosom mit zwei Einschnürungen.

Die Tetraploidie wurden wegen den Chromosomeverhältnissen als Allotetraploidie betrachtet.

Kalimeris incisa var. *yomena* ist als ein natürlicher Bastard zwischen *K. incisa* und *K. indica* aufgefasst, indem 1. die äussere Morphologie dieses Bastards zwischen derselbe beider Elternarten steht, 2. die 2n-Zahl 63 der Summe der n-Zahlen von beiden Eltern entspricht, n=27 bei *K. indica* und n=36 bei *K. incisa*, und 3. dieser Bastard an der Stelle, wo zwei Elternarten zusammenwachsen, aufzufinden ist. Weiter, *K. pinnatifida* var. *dentata* ist auch als ein Bastard zu betrachten.

211. Ueber die Kreuzung von *Chrysanthemum wakasaense* und den anderen *Ch.*—Arten. Vermehrung der Chromosomen. (Japanisch). Naomasa SHIMOTOMAI und Teiitiro TAKEMOTO. (Bot. Zool. **8**, 1940, 731–736, 5 Text-fig.).

Bei *Chrysanthemum wakasaense* (2n=36=4×9) ist auf Grund der Chromosomverhältnisse nicht als ein Auto-, sondern als ein Allotetraploid aufzufassen.

Die Verff. haben eine Reihe von Versuchen der Kreuzung mit verschiedenen *Ch.*-Arten ausgeführt, doch haben sie selten den Erfolg bekommen. Die Kreuzung *Ch. wakasaense* (n=18)×*Ch. pacificum* (n=45) gab F_1-Individuen, und die umgekehrte Kreuzung gab nichts. Die Wurzelspitzenzellen enthalten 18+45=63 Chromosomen, wie erwartet, und bei der I-Metaphase von PMZ haben die Verff. gewöhnlich $27_{II}+9_{I}$ nachgewiesen. Unter diesen 63 Chromosomen sind 45 aus *Ch. pacificum* und 18 aus *Ch. wakasaense* angekommen, somit haben wenigstens 2x unter 5x von *Ch. pacificum* miteinander konjugiert haben musste (homologe Konjugation), um $27_{II}+9_{I}$ auszubilden.

Bei der Kreuzung *Ch. wakasaense* (n=18)×*Ch. ornatum* (n=36), welche 3 F_1-Hybriden gab, (reziproke Kreuzung erfolglos) beobachtet man bei den Wurzelspitzenzellen einer Hybride 108=2×(18+36), nämlich, die Amphidiplodie und bei zwei anderen 2n=72.

Bei den oben angedeuteten amphidiploiden Hybriden beobachtete man bei der Reduktionsteilung von PMZ meistens die Bivalente und ausserdem die Tetra- und die Univalente.

212. Zur Morphologie der Chromosomen von *Chrysanthemum, Anacyclus* und *Anthemis*. (Japanisch m. deutsch. Zfg.). Naomasa SHIMOTOMAI und Kô YANO. (Bot. Zool. **8**, 1940, 899–904, 2 Text-fig.).

2 *Chrysanthemum*-, 2 *Anacyclus*- und 3 *Anthemis*arten sind zytologisch untersucht, unter denen *Chrysanthemum Leucanthemum* n=18, alle übrigen n=9 besitzen.

Ch. coronarium und *Ch. segetum* einerseits und *Ch. viscosum* und *Myconis* anderseits, haben die Chromosemensätze von gleicher Form und Grösse. Keine Satelliten sind sichtbar.

Ch. rotundifolium enthält zwei Chromosomen, je mit einem Satellit versehen, während *Ch. Leucanthemum* vier je mit einem Satellit versehenen Chromosomen aufweist. Nach der Ansicht Verffs. ist es möglich, dass ein Chromosomensatz von *Ch. Leucanthemum* mit demselben von *Ch. rotundifolium* identisch ist.

Die untersuchten Arten von *Anacyclus* und *Anthemis* sind in ihren Chromosomensätzen etwas ähnlich. Bei jeder Art sind zwei Chromosomen je mit einem Satellit versehen.

213. Cytogenetic studies in *Tricyrtis* III. Polybasic forms in *Tricyrtis formosana*. Y. SINOTÔ and D. SATÔ.—**Ibid IV. Basikaryotype analysis in hybrids of *T. hirta* and *T. formosana*.** By the same authors. (Cyt. **12**, 1942, 289-301, 24 text-figs.; 302–312, 32 text-figs.).

The authors summary of the above two papers are cited below.

I.

1) The difference in external morphogical characters (i.e. in flowers, leaves and stoma cells) was clearly observed among dibasic (2b), tribasic (3b) and tetrabasic (4b) plants in *T. formosana*.

2) The dibasic plant $(2n=26(2b)=1L_1+1L^n{}_1+2L+1S^t+1S^n+20S)$ has two SAT-chromosomes and two nucleolar (of terminal type) and respectively corresponding to two large and small nucleoli in the telophase. The tribasic $(2n=39(3b)=2L_1{}^t+1L_1{}^n+3L+2S^t+1S^n+30S)$ and the tetrabasic $(2n=52(4b)-2L_1{}^t+2L_1{}^t+4L2S^t+2S^n+40S)$ plants have also Sat- and nucleolar chromosomes and respectively corresponding to large and small nucleoli in the telophase.

3) Thirteen bivalents (two long and eleve short pairs) were regularly formed in the first meiotic division of the dibasic plant very rarely one pair of short chromosomes showed chromatic bridge. Either a set of thirteen trivalents or that of twelve trivalents, one bivalent and one univalent was frequently observed in the first meiotic division of the tribasic plants. Various chromosome configurations including many tetravalents and bivalents in the first meiotic division of the tetrabasic are seen. Trivalents with univalents were rarely formed. Univalent chromosomes are distributed at random in the first meiotic division and split longitudinally in the second.

II.

1) One hybrid (2n=26) of *Tricyrtis hirta* and *T. formosana* has three short SAT-chromosomes, and an amphidibasic plant (2n=52) induced from this hybrid by the colchicine method has six short SAT-chromosomes. Another hybrid (2n=25) of the same parental species has two long and three short SAT-chromosomes and clearly shows absence of one short chromosome. The number of SAT-chromosomes in these plants corresponds to the maximum number of nucleoli at telophase.

2) The basikaryotype analysis in the 26-chromosome hybrid clearly showed partial homology in the three short and one long chromosome and these partially homologous chromosomes sometimes remained as univalents which were six in maximum.

3) The basiokaryotype analysis in the 25-chromosome hybrid clearly showed absence of one partially homologous chromosome found in the 26-chromosome hybrid. Univalent chromosome varied from one to five in the former hybrid. Chromatid bridges and fragments were also observed and longitudinal split of the univalent chromosomes was rarely observed in the first meiotic anaphase.

4) The hypothesis of pairing block has been advanced to explain the pairing of the partially homologous chromosomes.

5) Differential amphiplasty (disappearance of satellites) and the mobilization of the nucleolar chromosomes of terminal type are described.

214. Effect of chemical growth substance on the bending of flower stalks in *Papaver*. Tomota SUGAWARA. (Proc. Imp. Acad. **18**, 1942, 89-96, 6 text-figs.).

The peduncles of *Papaver* (*Rhoeae, somniferum*) stands up straight before flowering with one terminal flower bud. The author has applied a certain growth substance

(for instance, α- or β-indole acetic acid, α-naphthalene acetic acid, etc.) as lanolin paste (0.02–2%) to a certain locality on one side of the peduncle. It was observed that the peduncle will begin to bend at that place after—positive or negative, varying according to the concentration of the growth substance in lanolin. Microscopic examination revealed the fact that the bending is due to the enlargement of parenchyma cells in the tissues of treated side, that of intercellular space, and the formation of meristematic tissues.

215. A list of chromosome number in angiospermous plants VIII. Toranosuke SUGIURA. (Proc. Imp. Acad. **18**, 1940, 30, 1 table).

The n-chromosome number in 36 plants belonging to 12 families are indicated in a table.

216. Physiologische Studien über die Unfruchtbarkeit der Biergerste. (Japanisch). Isamu SUTO. (Biol. Arb. Dainippon Bierbr. **1**, 1942, 17–21, 3 Tabellen).

Die Unfruchtbarkeit der Biergerste wurde oft beobachtet. Der vorliegende Aufsatz ist dieser Erscheinung gewidmet, welche durch äussere Einflüsse verursacht wird. Wenn unmittelbar von dem Blütenöffnen die Biergerste dem Regenfall oder der künstlichen experimentellen Wasserzufügung ausgesetzt ist, öffnen sich die Antheren nur ungenügend oder gar nicht, um die Bestäubung unmöglich zu machen; wenn der Regenfall oder die Wasserzufügung nach dem Blütenschliessen geschieht, schon vorhin das Anthereöffnen stattgefunden haben muss. In solchen Fällen beobachtet man viele Pollenkörner, die auf die Narbe vor der Keimung zerplatz sind und das enthaltene Protoplasma entfliessen liessen. Auch sind die Pollenschläuche gesehen, die vor der Vollendung ihrer Längenwachstum zerplatzt sind. Selten sind die Pollenschläuche mit stark angeschwollenen Enden angetroffen, wobei diese Ende zerplatzt sind.

Alle oben gesagte betreffen die Beobachtungen des Verfs. in Suita (nahe Ôsaka). Die Resultate von Versuche und Beobachtungen des Verfs. in Sapporo (Hokkaidô) sind gegenüber dem in Suita gesehenen entgegengesetzt, indem dabei es fast keinen Fall gibt, wo die Unfruchtbarkeit durch Regenfall oder dergleichen verursacht wird. In Sapporo, nämlich, wegen gewissen anderen Ursachen, die noch nicht genau bekannt und näher zu erforschen sind, werden die Aehren vor ihrem Aussprossen mangehaft und das Antherenöffnen findet beim Zustande statt, wo sie völlig von der Blattscheide bedeckt sind. Es ist sehr merkwürdig, dass in Sapporo um der Unfruchtbarkeit fast stets das Nichtöffnen der Antheren Schuld trägt, indem wo die Bestäubung geschieht, die Befruchtung immer vollendet wird. In gewissen Fällen, wo die Spelzen geschlossen bleiben, tritt die Unfruchtbarkeit ein, was wegen des Geschlossenbleibens der Spelzen das Aehrcheninnere dampfgesättigt wird, um das Antherenöffnen unmöglich zu machen.

217. Veränderung der spezifischen Pulvergewichts, Wassergehaltes und Zellstoffkonzentration von *Impatiens Balsamina* im Verlauf ihrer Entwicklung. (Japanisch m. deutsch. Zfg.). Ryôhei TAGUCHI. (Bult. Sc., Fak. Terk. Kyûsyû Imp. Univ. **9**, 1942, 493–511, 12 Tabellen).

Früher (vgl. diesen JOURNAL **11**, (152), 500) wurde von dem Verf. (zusammen mit SANO) mitgeteilt, dass bei oberer Teil des Stengels von *Impatiens Balsamina* der Trockensubstanzgehalt, beurteilt durch das sog. spezifische Pulvergewicht und auch durch den Wassergehalt, grösser werden, wenn die Pflanzen die Blühperiode erreichen. Die im vorliegenden Aufsatze beschriebenen sind die Ergebnisse weiterer Versuche in dieser Hinsicht. Nach den Ergebnissen des Verfs. nimmt das spezifische Pulvergewicht des oberen Stengenteils allmählich zu, um das Maximum im der Blühreifeperiode zu erreichen, und dann sie nach Periode der Blütenknospen und Fruchtentwicklungsvorganges allmählich nimmt ab.

Der Wassgehalt (Wert auf Einheit des Pulvergewichtes) nimmt mit dem Beginn Blütenknospenbildung zu; er nimmt mit der Entwicklung der Blütenknospe und schnell während des Blühens ab.

Hinsichtlich der Zellstoffkonzentration beobachtet man das Minimum bei der Blütenknospenvergrösserung und das Maximum beim Uebergang aus der vegetativen Phase zur Blühreife und bis bei dem Blühen.

218. Further studies on the embryogeny of *Torreya*. Masato TAHARA. (Sc. Rpts., Tôh. Imp. Univ. 4th Ser. **17**, 1942, 9–15, 9 text-figs.).

In his embryogenic studies of *Torreya nucifera* published some time ago (cf. this JOURNAL **11**, (119), 399) the author has announced that the first cell-wall formation in the primary embryo-sac takes place at the 8-nucleate stage, which is in marked contrast to the result of BUCHHOLZ in the same species, inasmuch as according to him the first cell-wall formation is observed already in 4-nucleate stage.

The author has recently got in his renewed investigation a material of *Torreya nucifera* from Sendai, of which seeds are somewhat smaller than the typical ones. His embryonic studies of this material have shown that the first cell-wall formation takes place generally at 4-nucleate stage, though rarely at 8-nucleate.

The author thinks that the species collected in Sendai may be a variety of *Torreya igaensis* DOI et MORIKAWA.

219. On the flowering of Italian millet and its artificial hybridization. (Japanese). Noboru TAKAHASI. (Proc. Crop Sc. Soc. Japan **13**, 1941, 337-340, 4 text-figs.).

The flowers of Italian millet (*Setaria italica*) are so fine, that for the purpose of crossing of its various strains the operation of castration is scarcely possible. The author has effected their crossing through the following simple method: two spikes of the two different strains to be crossed, without being separated from each other, are tightly tied together, and covered with a common bag of paraffin paper or cellophane and left as such till the end of flowering ±1 month). Ripe seeds are collected and the seedlings are cultivated. It is quite natural that through this procedure the greater part of flowers are self-pollinated, but the culture of plants got from such seeds has shown that comparatively many F_1-hybrids were obtained, for instance, 28 in average per 866.

220. Zur Physiologie der chemo-autotrophen Schwefelbakterien. I. Hiroshi TAMIYA, Kenitiro HAGA und Hirosi HUZISIGE. (Act. Phytochim. **12**, 1942, 173–225, 8 Textfig. und 22 Tabellen).

Eine chemoautotrophe Schwefelbakterie, die aus Ackerboden isoliert und als *Thiobacillus thioparus* identifiziert wurde, wurde in grossem Massstab rein kultiviert, und der Mechanismus ihres Atmungsvorgangs, namlich der aeroben Oxydation des Thiosulfates, eingehend studiert. Aus Thiosulfat bildet diese Bakterie neben grossen Mengen der Schwefelsäure und des elementaren Schwefels eine gewisse Menge von Polythionaten; Tetrathionat, Pentathionat und Trithionat, welches letztere aber nur bei genügender O_2-Zufuhr und kurzfristigem Versuch nachgewiesen werden konnte. Durch eine Reihe der Experimente wurde dargetan, dass bei dem Umsatz des Thiosulfates durch diese Bakterie folgende fünf Reaktionen neben- und aufeinander stattfinden:

1) Thiosulfat + ¼ O_2 + H = ½ Tetrathionat.
2) Tetrathionat = Trithionat + Pentathionat.
3) Pentathionat = Tetrathionat + S.
4) Trithionat = Sulfat + Thiosulfat + 2H .
5) Trithionat + 2O_2 = 3 Sulfat + 4H .

Wie die Verfasser aus mehreren Beweisgründen erschliessen konnten, sind von diesen fünf Reaktionen nur 1) und 2) durch entsprechende Enzyme katalysiert, während die übrigen rein chemisch vollzogen werden, oder wenigstens nicht enzymatisch zu sein brauchen. Während das Enzym für die Reaktion 1) relativ beständig und gegen höhere Phosphatkonzentration refraktär ist, wird die Wirksamkeit des auf 5) eingestellten Enzyms durch Verhungerung bald gänzlich vernichtet und durch konzentriertes Phosphat sichtlich unterdrückt. Die Angabe der früheren Autoren, die bezüglich des Mechanismus der Thiosulfatoxydation von betreffender Bakterie voneinander recht abweichende Ansichten vertraten, wurden gründlich durchmustert, und es wurde darauf hingewiesen, dass auch die Ergebnisse solcher Autoren erst unter Berücksightigung der obigen fünf Reaktionen befriedigend und umfassend erklärt werden können. TAMIYA

221. Abbau und Bildung von Ameisensäure durch Essigsäurebakterien. Kiyosi TANAKA und Tomoziro KAIBARA. (Jour. Sc. Hirosima Univ. Ser. B, Div. 2 (Bot.) **5**, 1942, 45–59, 5 Tabellen).

Die Zusammenfassung des vorliegenden Aufsatzes steht wie folgt:

1) Die Wirkung der Ameisensäurehydrogenlyase kann bei Essigbakterien nicht gefunden werden.—2) *Acetobacter rancens* kann die Ameisensäure zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, *A. ascendens* und *Bacillus aceti* fehlt diese Fähigkeit, was auch den an Ameisensäure angewöhnten Bakterien bestätigt wurde.—3) Das Optimum pH für Ameisensäuredehydrase von *A. rancens* liegt zwischen 5 und 6.—4) Die Ameisensäuredehydrase von Essigbakterien hat einen weiteren Bereich der optimalen Substratkonzentration und zwar wird die Sauerstoffaufnahme zwischen m/25 und m/100 mit einer annähernd gleichen Geschwindigkeit vollzogen.—5) Die Ameisensäuredehydrase kann sowohl Methylenblau wie auch Chinon als Wasserstoffakzeptor verwerden.—6) Die Sauerstoffaufnahme bei Gegenwart von Ameisensäure wird durch Zusatz von Chinon, abweichend von der aeroben Alkohol- bzw. Aldehydehydierung irreversibel gehemmt.—7) Die Ameisensäureausbeute der Kulturlösung liegt bei Glukose, Glycerinaldehyd, Dioxiaceton und Methylglyoxal erheblich hoch, bei allen anderen hier untersuchten Substraten ist sie regelmässig gering.—8) Im Zusammenhang damit wurde die folgende Reihenfolge für Ameisensäurebildung aus Glukose wahrscheinlich gemacht

222. Studies on the self- and cross-incompatibility in sweet potato I. On the different grades of incompatibility among the compatible matings.—II. Pollen behaviours in the incompatible and compatible pollination. (Japanese with English résumé). Yosizi TOGARI and Utarô KAWAHARA. (Bull. Imp. Agric. Exp. Sta., Tôkyô. No. 52, 1942, 19 pp., 2 text-figs. and 8 tables; 21–30).

The authors' experiments were conducted on 29 varieties and 18 strains of sweet potato (*Ipomaea batatas* LAM.). Since it bears flowers very rarely in temperate regions under natural conditions, artificial methods were adopted for inducing its flowering, viz. grafting, perennial culture in greenhouse.

It was first of all ascertained that sweet potato is perfectly self-incompatible, i.e. the results of the self-, the neighbouring, and the intra-varietal pollination are always negative.

This fact coincides with the results of the author's microscopical studies in respect to the germination of pollen and the pollen-tube formation on the stigma, because in all cases of pollinations above indicated neither germination nor pollen-tube formation has taken place.

In the case of compatible crossings, the authors have distinguished three groups A, B, and C, each of which is self-sterile, but compatible to each other. In the crossings it was ascertained that the cross (C×A) was greater in fertility (for example, capsule number and seed number in each capsule larger than in other cases) than its reciprocal (A×C), or expressed as (C×A)>(A×C), also (B×A)>(A×B), (C×B)>(B×C). Further it was observed that (C×A)>(B×A)>(C×B), (A×B)>(B×C)>(A×C), which will show that that the female gamete of Group C is highest and that of Group A lowest in the grade of fertility.

Thus even in the case of compatible crossing there are the grades of fertility, due to the fertilizing power of pollen and ovule.

The authors have studied the germination of pollen. Almost no germination of pollen upon the stigma was observed in the case of the self, the neighbouring, and the intra-varietal pollination. In the case of compatible crossing it was ascertained that the germinating power of pollen and the growing ability of pollen-tube were most intense in A and least in C. This observation coincides with the fact above described that in cross the pollen of A is most and C least efficient.

From the results above announced the authors conclude, firstly, that there are different grades of pollen activity and among A, B and C groups the pollen of A is most, B less than C least efficient in pollinating, and secondly, the pistils of A, B, and C have their respective activity towards the pollen, and which is highest in C and lowest in A.

223. External characters of the ergot. (Japanese with English résumé). Kogo TOGASHI. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 74–82, 8 text-figs. and 4 tables).

The external characters of the ergot, i.e. its length, width, weight, colour shade and forms seem according to the author to coincide with the natural affinity of the host plants. To cite a few instances, in Poaeideae—Hordeae the ergot of *Secale cereale*, *Agropyron semicostatum* and *Elymus dahurica* are similar to each other. In Poaeoideae—Festuceae the ergot of *Festuca rubra* is apparently classified in the *Secale* group, though the ergot of three species of *Phragmites* which are quite distinct from it, belongs to another group.

224. Weitere Untersuchungen über die Polyphenolasen. E. YAKUSHIJI. (Act. Phytochem. **12**, 1941, 227).

Die Polyphenolasen können in zwei Gruppen eingeteilt werden, nämlich die CO-empfindlichen (Tyrosinasen, *Ipomoea*-Orthophenolase) und die CO-unempfindlichen (*Rhus*-Laccase und Pilzlaccase). Die Laccase des Lackbaums ist blau gefärbt und enthält das Kupfer in aktiver Gruppe. Sie zeigt bei 580 mμ und 332 mμ und bei 280 mμ und 268 μ starke Absorptionen. Sie oxydiert neben zahlreichen Polyphenolen auch Ascorbinsäure, Ferrosalz und reduziertes Cytochrom *c*, aber ist unwirksam gegen p-Kresol und Resorcin. *Lactarius piperatus* enthält auch ein kupferhaltiges blaues Ferment, die Pilzlaccase. Sie oxydiert ausser verschiedenen Polyphenolen auch Ascorbinsäure, Ferrosalz und Cytochrom *c*, und ist auch gegen *p*-Kresol und Resorcin wirksam. Die der Farbkomponente angehörenden Absorptionsbanden liegen bei 580 mμ 332 mμ und 268 mμ und die übliche Proteinabsorption bei 280 mμ. Das wirksamste Präparat enthielt 0.345% Cu und 13.83% N und zeigt Qo_2 für *p*-Phenylendiamin etwa 80000. Die blaue Farbkomponente der Laccase ist wohl eine chinoide Verbindung, die sehr wahrcheinlich als Zwischenakzeptor oder Koferment wirkt. Das Tyrosinase-präparat aus *Lactarius vellereus* enthält einen kochstabilen Aktivator. Dieser Aktivator befördert stark die Oxydation des *p*-Kresols und des Tyrosins durch Tyrosinase. Die Wurzelknoten von *Ipomoea Batatas* enthält ein nur *o*-Polyphenole oxydierendes

Ferment. Es wird auch durch CO gehemmt, aber unterscheidet sich von Tyrosinasen durch seine Inaktivität gegen *p*-Kresol und Tyrosin, selbst in Gegenwart von Brenzcatechin oder Aktivator aus *Lactarius*. Für dieses Ferment ist ein neuer Name „Orthophenolase" in Vorschlag gebracht.

225. The behavior of tetravalent chromosomes and its bearing in sterility in *Aegilops Heldreichii, Ae. comosa* and its offspring. (Japanese with English résumé). Ihei YAMADA and Eitaro SUZUKI. (Jap. Jour. Gen. **17**, 1941, 83–96, 5 textfigs. and 6 tables).

At I-metaphase of PMC the F_1-hybrid *Aegilops Heldreichii* × *Ae. comosa* (n=7 in either parent) shows $1_{IV}+5_{II}$ generally, and the tetravalent is arranged either in N- or U-configuration, though it is unrecognizable in the diakinesis and early metaphase. The calculation of N- and U-configuration in F_3 heterozygotes has given, for instance, 68:16 for these two configurations respectively.

In tetrapartite chromosome the regular disjunction of chromosomes occurs when adjacent chromosomes separate at metaphase, which is expected from the N-configuration. In the U-configuration the deficiency and duplication of chromosome segments take place simultaneously when adjacent chromosomes pass to the same pole.

Regular disjunction of tetravalents in F_1, F_2 and F_3 was calculated to be about 75.8%, whilst the amount of good pollen was 75.1%. The percentage of the ovule fertility in F_1 and F_3 plants having one tetravalent was 82.58 and 87.27 respectively, which is a little higher than that of good pollen.

Basing on the results of the above studies the authors conclude that the tetravalent complex is the result of a simple translocation, and further that the type of the chromosome disjunction is here chiefly, though not absolutely, due to the repulsion of homologous chromosomes.

226. Die Wasserphysiologie junger Nadelholzsämlinge. (Mit Japan. Zfg.). Sennosuke YAMAGUCHI. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 271–285, 1 Textfig. und 9 Tabellen).

In *Abies Mayriana, Picea Glehni* und *P. jesoensis* die in den Organen der Sämlinge enthaltene Wassermenge ist im Maximum im Frühsommer. Der Anstieg des Wassergehaltes erfolgt zwischen Dezember und März, wenn auch dieser Anstieg bei 4-jährigen Sämlingen von *Abies Mayriana* nicht ganz deutlich war. Unter den Sämlingen von drei oben erwähnten Baumarten ist der Wassergehalt am grössten bei *Abies Mayriana* und am kleinsten bei *Picea jesoensis*, während bei *Picea Glehni* sie zwischen zwei anderen Arten liegt.

Die Veränderung des Wassergehaltes ist bei allen drei Arten am grössten im Stengel und Blatt und am kleinsten in der Wurzel.

Der Wassergehalt von Stengel, Blatt und Wurzel zeigt keine bedeutende Abweichung im Frühwinter.

227. Vergleichende Untersuchungen über die Oxydationswirksamkeiten der Bakterien und Hefen gegenüber einigen organischen Verbindungen. Seizaburo YAMAGUTCHI. (Act. Phytochim. **12**, 1942, 115–171, 7 Tabellen).

Die Oxydationswirksamkeiten von 19 Bakterienarten und 3 Heferassen gegenüber Glucose, Milchsäure, Brenztraubensäure, *dl*-Alanin, Ameisensäure, Essigsäure, Bernsteinsäure, Fumarsäure, *1*-Äpfelsäure, Citronensäure, Glycerin, Äthylalkohol und Acetaldehyd wurden vergleichend untersucht.

Mit wenigen Ausnahmen wurden bei den untersuchten Bakterien Milchsäure, Brenztraubensäure, *dl*-Alanin und drei C_4-Dicarbonsäuren mit Leichtigkeit und Amesensäure, Essigsäure, Glucose und Glycerin überhaupt langsamer oxydiert, während citronensäure nur äusserst schwierig umgesetzt wurde. Äthylalkohol und

Acetaldehyd stellten bei einigen Bakterien mässig gut verwertbare Substrate dar, aber bei *Proteus-*, *Staphylococcus-*, *Escherichia-*Arten u.a., sich als recht untaugliche Verbrennungsmaterialien erwiesen.

In Bezug auf die Verwendbarkeit der organischen Substanzen unterschieden sich 3 Heferassen scharf von den gewöhnlichen Bakterien. Bei Hefen gehören Glucose, Alanin, Essigsäure, Äthylalkohol und Acetaldehyd zu den hervorragend geeigneten Atmungssubstraten, dagegen wurden Milch- und Brenztraubensäure sowie auch Glycerin etwas langsamer und Ameisensäure, C_4-Dicarbonsäuren und Citronensäure nur in ganz untergeordnetem Grad oxydiert.

An einigen Vertretern der Bakterien und Hefen wurde die Verwertbarkeit von Zuckerarten, Dicarbonsäuren und einwertigen Alkoholen und Aldehyden untersucht. Unter geprüften Dicarbonsäuren wurden nur jene atmungsphysiologisch wichtige C_4-Säuren mit grosser Geschwindigkeit oxydiert, während die Oxydation von gesättigten Säuren mit 2, 3, 5, 6 und 10 C-Atomen, Maleinsäure, Weinsäure, und Oxymalonsäure stets mehr oder minder langsam und zwar unter allmählicher Verkleinerung der Umsatzintensität von statten ging.

Über den Abbauweg von den im systematischen Versuch verwendeten 13 Substanzen wurden einige Auseinandersetzungen angestellt. Hierbei schienen mit wenigen Ausnahmen, 5 Substanzen, i.e. Pyruvat, Acetat und drei C_4-Dicarbonsäuren, im Abbaustoffwechsel der Zellen als Glieder des terminalen Oxydationszyklus eine besonders wichtige Rolle zu spielen.

Bei der Bakterienatmung schienen das C_4-Dicarbonsäuresystem von SZENT-GYÖRGYI sowie der Citronensäurezyklus von KREBS keine Bedeutung als katalytisches Agens zu haben. Bei der *Coli*-Atmung wurde weder Malonathemmung noch Fumarataktivierung wahrgenommen. Auch wurde Citrat durch den meisten Bakterien allzu langsam umgesetzt, um es als ein Glied des Systems von katalytischer H-Übertragung anzunehmen. Verfasser

228. Mitteilungen über die Studien der "Tyôitn"-Aehre der Biergerste. (Japanisch). Yukio YAMAMOTO. (Biol. Arb. Dainippon Bierbr. **1**, 1942, 1–10, 12 Tabellen).

Die sog. "Tyôtin" (=Laterne)-Aehre der Biergerste ist, welche noch nicht völlig erklärt wird, ist durch die hohe Sterilität jedes Aehrchens ausgezeichnet. Obgleich dabetreffende Untersuchungen noch nicht sehr eingehend sind, sei unten einige Ergebnisse davon mitgeteilt werden.

Vor allem ist es zu bemerken, dass ob diese Sterilität auf die Vererbung begründet wird oder nicht, ist noch unbekannt. Es wurde bewiesen, dass der Regenfall gerade unmittelbar vor dem Blütenöffnen oder Blütenschliessen die Sterilität bedeutend erhöhen lässt. Die künstliche Zufügung des Wassers zu den Blüten, besonders unmittelbar vor deren Oeffnen, erhöht auch bedeutend die Sterilität. Auch die Wasserbespritzung zu den Blüten ergab die gleichen Effekte. Warum durch solche Behandlung die Sterilität erhöht werden wird, ist leicht verständlich: nicht nur wird dadurch die Bestäbung direkt beeinträchtigt (Pollenzerplatzen, ungenügende Antherenöffnen), wird sondern auch wegen der übermässigen Aufnahme des Bodenwassers der osmotische Wert beeinflusst, welcher z.B. zum Zerplatzen des Pollenschlauches führen wird (indirekte Ursache).

Weiter, die F_1-Nachkommen der Kreuzung der von zwei Sorten der durch die Produktion der "Tyôtin"-Aehre ausgezeichneten Gerste, sind nicht besonders durch die prozentuale Zahl von sterilen Körnern von den Eltern unterscheidbar.

Inbezug auf die anderen Experimente des Verfs., von welchen viele noch nicht ganz vollendet sind, vgl. das Original.

Entry 228

229. Seasonal variation of carbon assimilation in sugar cane. (Japanese). Morimasa YAMASAKI and Hiroki ARIKADO. (Proc. Crop Sc. Soc. Japan **13**, 1942, 313-315, 1 table and 1 graph).

The intensity of carbon assimilation was studied from May to December in respect to sugar cane cultivated in Formosa. The method of study was the well known SACHS' half-method, and the weight of leaves was measured. Experiments were executed exclusively on fine days.

The experiments have shown that the maximum intensity of carbon assimilation takes place in September, and its intensity decreases gradually towards May as well as December. For one concrete example see the following table:

— 1937 —

July	79	October	58
August	71	November	57
September	100	December	44

where the figures denote the intensity of carbon assimilation as measured by the weight of assimilates, the ratio in September being taken as 100.

The reason, why the carbon assimilation is most intense in September is not quite clear. It is known that in rice plants the most intense assimilation is observed just before the shooting (NOGUTI), and in wheat between it and the flowering (THOMAS-HILL). In sugar cane the shooting takes place between the end October and the beginning November, and however the formation of flower-buds is observed in September, and the authors think that this process might have a certain relation to the high intensity of carbon assimilation in September.

230. Erbmerkmal welches in der Zuckerübenzüchtung brauchbar ist. (Japanisch). Kosuke YAMASHITA. (Zeit. Inst. Gen. Landw. Ab. Kaiserl. Univ. Kyôto **2**, 1941, 3-7, 4 Text-fig. und 2 Tabellen).

Die Sämlinge der Zuckerübe sind entwerder grün oder dünnrot. Wie bei einer grossen Anzahl von Sorten und Individuen gezeigt worden ist, gibt es keine Individuen, die ausschliesslich die roten Sämlinge produzieren, indem beide rot und grün immer entstehen. Nach der Ansicht des Verfs. muss diese Erscheinung auf die Genaustremmung als das Resultat der Kreuzung, welche in früherer Zeit erfolgt war, zurückgeführt werden.

Die Extraktion der ausschliesslich rot produzierenden Individuen gelang dem Verf. noch nicht, während der grüne Charakter als ein einfaches rezessive Merkmal bewiesen wurde.

Der Zuckergehalt der Individuen mit roten Sämlingen ist höher als bei denselben mit den grünen, doch muss es bemerkt werden, dass die roten nicht einfach, sondern entweder homo-(RR) oder heterozygot (Rr) sein müssen.

231. Metaxenia-like phenomena observed in squash. (Japanese). Sadao YASUDA. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 182-185, 2 text-figs. and 2 tables).

A strain of squash, "Tirimen" is distinguished by the fact that the surface of the fruit is besetzt with prominent semi-spherical excrescences, and the valleys among them are deep, while in another strain called Sisigatani the excrescences are very small and closely assembled, and the valleys among them are very shallow.

The fruit produced by the cross Sisigatani×Tirimen resembles the male parent Tirimen, inasmuch as the excrescences are large and the valleys among them deep. The author thinks that this phenomenon should be probably be regarded as metaxenia-like.

232. On the variation of the abnormal leaves of *Trifolium repens*. (Japanese). with English résumé). Kono YASUI. (Bot. Mag. Tôkyô **56**, 1942, 67–73, 21 text-figs. and 3 tables).

A well-known normal leaf of *Trifolium repens*, is palmately compound composed of three leaflets. Abnormals are often met with, where one compound leaf is composed of 4, 5, even 6 leaflets. According to the statistical studies of the writer on 2144 abnormal leaves, 82.14% belong to quadri-, 17.3% to penta-, and less than 1% to hexa- to octofoliar types. It is concluded that the multiplication of leaflets in abnormal leaves is due to the multiplication of leaf initials, but not to the division of leaflets.

233. Cytogenetic studies in *Melandrium album*. I. An ovary formation gene located in an autosome, with special reference to its linkage relation. Kono YASUI. (Cyt. **12**, 1942, 347–355, 8 text-figs. and 3 tables).

In *Melandrium album* there is the abnormal ovary formation, (1) which is formed of less than 5 carpels and (2) with the carpels incompletely fused to each other and consequently with more or less naked ovules. Such abnormal formation is caused by the gene i(=imperfect ovary), its dominant allele being I(perfect ovary). The petal is normally bilobed, but in certain cases entire, the genes for these two abnormal conditions being named E and e respectively. The cross experiment Iiee×IiEe (female with perfect ovary and entire petal×male with bilobed petal) has shown that there is a linkage relation between Ii and Ee, the recombination value being ¼. The linkage group is not located in the sex-chromosome, but in an autosome in all probability.

The modified male parent has its floral structure entirely identical to that of the normal male, except the fact that its flower has the ovaries (so-called intersex or hermaphrodite flower). The gene for the formation of perfect ovary I is present in such plant, but is normally inhibited. That inhibition is made ineffective probably by the action of the gene which removes the inhibition, that gene being located also in an autosome. It is possible that that gene stands in a certain linkage relation to IiEe.

Furthermore, the writer thinks probable that the macrospores in the modified ovary, which bears the Y-chromosome is not valiable, and consequently there are no egg-cells having the Y-chromosome, whilst the microspore , whether bearing the X- or Y-chromosome, is viable just as in the ordinary male. The consequence is that the ratio of male and female in the offspring is identical to that of the crossing normal female and true male.

234. Cyanophyceae of Japan VII. (With Japanese résumé). Yûiti YONEDA. (Act. Phytotax. et Gebot. **11**, 1942, 65–82, 1 text-fig-group).

20 species and 5 varieties (11 genera)of the Cyanophyceae found in Japan are described.

Chrooccaceae: *Aphanocapsa* (1 species).—Pleurocapsaceae: *Xenococcus* (2).—Rivulariaceae: *Hormoethrix* (1), *Calothrix* (1).—Microchaetaceae: *Aulosira* (1).—Nostocaceae: *Cylodrospermum* (3), *Nostoc* (1).—Oscillatoriaceae: *Oscillatoria* (4), *Phormidium* (5), *Lyngbya* (3), *Microcoleus* (2).

235. Bacteria and algae of hot springs in Gihu Prefecture. (Japanese with English résumé). Yûiti YONEDA. (Act. Phytotax. et Geob. **11**, 1942, 83–100, 1 map, 4 text-figs. and 1 table).

There are a number of hot springs in Hida mountainous region in Gihu Prefecture. They are mostly situated at the altitude above 1000 m, one of them at that of 1780 m.

In the hot springs above cited 83 kinds of microorganisms were recognized, incl. 3 bacteria, 43 Cyanophyceae, 5 Chlorophyceae, 10 Conjugatae and 22 Bacillariophyceae. The systematic list of all these organisms is given.
